東京大學理學部紀要
第三類 植物學
第六冊 第四篇～第五篇

JOURNAL
OF THE
FACULTY OF SCIENCE
UNIVERSITY OF TOKYO

SECTION III BOTANY

Vol. VI, Parts 4～5

TOKYO
Published by the University

March 30, 1953

The "JOURNAL OF THE FACULTY OF SCIENCE" is the continuation of the "JOURNAL OF THE COLLEGE of Science" published by the University in forty-five volumes (1887–1925) and is issued in five sections:

Section I.—Mathematics, Astronomy, Physics, Chemistry
Section II.—Geology, Mineralogy, Geography, Geophysics
Section III.—Botany
Section IV.—Zoology
Section V.—Anthropology

All communications regarding this JOURNAL should be addressed to the DEAN OF THE FACULTY OF SCIENCE, UNIVERSITY OF TOKYO

Anatomy and Morphology of the Subterranean Organs in some Orchidaceae[1]

By

Yudzuru OGURA

With 15 Text-figures

The roots in some of the Ophrydinae or Basitonae of the Orchidaceae are known as possessing the polystelic characters, and their morphological nature has been discussed by some authors, as the polystely in the roots is a very rare phenomenon. Another characteristic of their roots lies in possessing the buds, which develop as new individuals in the following year.

The descriptions expressing the polystely and the bud formation in the roots of these plants are rather few. In some species of European and American Ophrydinae, the anatomical or morphological characters have been investigated in some extents (cfr. Capeder 1898, Holm 1904, White 1907, Stojanow 1917), but they are touched not at all in Japanese species, so that the writer has investigated the root system in Japanese Ophrydinae. The materials were collected in various places, mostly in mountainous regions, in Japan.

The species belonging to the Ophrydinae possesses an erect stem provided with some leaves on its lateral side, an inflorescence on its top and scaly leaves and roots on its base (Fig. 1). The roots gone out of the stem base are slender, short and few in number, less than 10, but one among them is more or less longer or thicker than the others, or thickens in a fusiform tuberous manner. Such a root of special form, strictly speaking a special subterranean organ, or sometimes called as tuber or tubercule, is provided with a few or numerous steles, and produces, moreover, a bud on its certain portion. At the very base of the stem, there is a mother root, which is similar to the special organ in its form and structure (Fig. 1). This is the remain of the special organ in the former year, and it is the bud of such an organ that which developed as the present stem. A little after the flowering time, the special organ develops fully, and its bud exposes some scaly leaves and even some new roots, so that, in the later season, two special organs, old and new, in the same form are found. New and old organs are distinguished in their position and colour, which is whitish and hard in the new one and brownish and spongy in the old one.

The roots system ceases its growth in such a state, and in the following year, the bud develops as a new stem, and the special organ remains as the mother root of this stem. This process is repeated year after year.

In some species, another special organ is newly produced in the same manner with the first, mentioned above, but in the opposite direction. Such a

1) Contributions from the Division of Plant Morphology, Botanical Institute, Faculty of Science. University of Tokyo. N. S. No. 62.

second organ is produced far later than the first, and is smaller than the first. The formation of such a second organ has been described only in a few species, and the writer found it in some species (Fig. 1, C, G), and he considers that this is originally the general case in the Ophrydinae, though it is degenerated in most species.

The special organs are variable in their form and size (Fig. 1). They are slender or stoloniferous just as the normol roots (B, C), thicken in fusiform tubers (E, H), in spherical tubers (A, D, G), or in handform tubers (F). The buds are produced in their various positions. In the stoloniferous root the bud is produced in its middle portion and its formation is very distinct, distinguished into the proximal and distal portions. In other cases, it is produced in the basal part, so that the proximal portion is very short, so as to form an indistinct stalk, and nearly the whole portion corresponds to the distal portion of the stoloniferous type. In few cases, there is a form of the tuber with a long stalk (A, G). In this case, the tuber itself corresponds to the distal portion and the stalk to the proximal one, as the bud is produced at the boundary of these portions.



Fig. 1. Some examples of plants examined in this paper in or a little after flowering season, showing the various types of subterranean organs. Special organs of former year are shaded. A, *Habenaria linearifolia* (type E). B, *Platanthera japonica* (type A). C, *Platanthera Florenti* (type A). D, *Orchis pauciflora* (type D). E, *Platanthera nipponica* (type B). F, *Orchis aristata* var. *immaculata* (type C). G, *Pecteilis radiata* (type E). H, *Platanthera decipiens* (type B).

The main or distal portion of the special organ is provided with a few or numerous small steles, each of which is of a typical radial structure. They are arranged in a cross section in an arc, circle or concentric form. They run

throughout the organ, sometimes anastomosing with each other, and diminish gradually toward the tip.

It is such a special organ that its morphological nature has been discussed as a) a single root provided with numerous steles, b) a root being formed by a coalescence of numerous roots, c) a shoot with a bud, or d) a combined organ of a stem and roots (cfr. Capeder 1898, Stojanow 1917, etc.)

The normal roots which go out of the basal part of the stem are slender and simple. Each of them is provided with a typical central stele of a radial type, except a few species, which are provided with some roots of polystelic form. There is no problem on the morphology of the normai roots, but we must consider the presence of such polystelic types.

Prior to discuss the morphological nature of the subterranean organs, the writer expects to describe the external and internal characters of such organs in Japanese species of Ophrydinae. In describing them the words "normal" roots for the typical roots, and "special" organs for those provided with buds may be used, and also in the special organ the words "proximal" portion for the part between the stem base and the bud, and "distal" portion for the part from the bud to the tip may be used.

In describing the morphology of the subterranean organs observed, they may be classified in some types (A-E) by the external forms, and further in some subtypes (1-5) by their internal characters.

The classification of the genera or species in the Orchidaceae is very difficult, and a species has usually some synonymous names. The Basitonae or Ophrydinae are divided by Pfitzer (1989) in 35 genera, or by Schlechter (1915) in 40 genera, but there is a tendency to classify them into a few genera (cfr. Correll 1950)[1]. In the present case, the names are based mainly on those of Schlechter (1919)[2].

Type A. Stoloniferous type

Among some roots gone out of the stem base, one is slightly thicker or longer than the others and is provided with a bud in its certain portion, showing a form of a stolon (Fig. 1, B, C). This special root is slender throughout the whole portion and runs more or less in horizontal direction. When the bud develops into a stem in the following year, it stands perpendicularly on the stoloniferous organ of the former year. The special organ of this type possesses a long proximal portion, which is similar to the distal one. The second stoloniferous organ may be found in most species, in the opposite direction of the first.

Subtype 1. *Platanthera Florenti* type

Platanthera Florenti Fr. et Sav.

This is small plant provided with a few long roots (Fig. 1, C, cfr. Fig. 2,

1) Correll, D. S. Native orchids of North America. Waltham, 1950.

2) Schlechter, R. Orchideologiae Sino-japonicae prodromus. Dahlem, 1919.

A). The stoloniferous root is slender, 2–3 mm in diameter and 10 cm in length, similar with the normal roots. The proximal portion is monostelic, while the distal one is distelic (Fig. 2, B). The stele in the former is not radial but siphonostelic and collateral, and should be considered as of a cauline structure. This state remains throughout the proximal portion, and at the end of this portion, that is, near the bud, it divides into 3, one of which turns into the bud, while two others run into the distal portion, in which each of the two shows a radial, tetrarch or pentarch bundle. The second stoloniferous organ is commonly found.

When the special organ, sprung out of the stem base, is still short, it cannot be distinguished from the normal root in its external form, as the bud is not produced yet. Even in such a state, however, the initial of the bud is already build near the tip, but as it is build endogenously within the tissue, it is not recognized as a process. When the organ elongates itself to a certain extent, this initial is exposed, disturbing the outer tissue, as a small process.

The normal root is monostelic consisting of a radial, triarch or tetrarch bundle.

Orchis cyclochila Maxim. (*Gymnadenia cyclochila* (Maxim.) Korsh.)

This is also a small plant and is constructed similarly with the former species. The stoloniferous organ is slender, 2 mm in diameter, and its proximal portion is monostelic, while the distal one is distelic. The second stoloniferous organ is generally found.

The normal root is slender, 1 mm in diameter, provided with a triarch radial bundle.

Subtype 2. *Perularia ussuriensis* type

Perularia ussuriensis (Maxim.) Schltr.

This plant is similar in its external form with *Platanthera Florenti* (Fig.

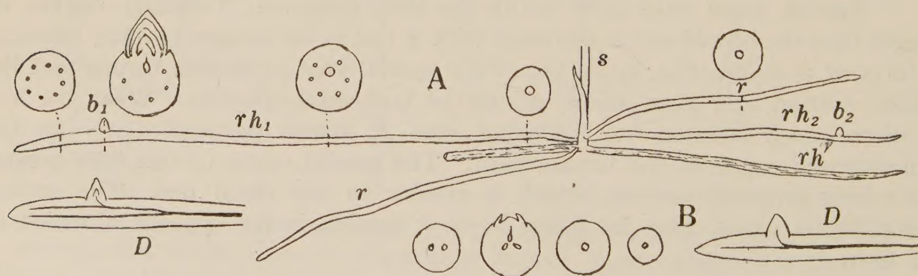


Fig. 2, A. *Perularia ussuriensis.* External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. rh_1, first special organ. rh_2, second special organ. b_1 and b_2, bud on corresponding organ. rh', remain of special organ of former year (shaded). r, normal root. s, stem.

B. *Platanthera Florenti.* Cross sections and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*). Compare with A. External form × $\frac{3}{4}$, cross section × 4.

2, A). The stoloniferous organ is long, reaching more than 10 cm, but is slender, 2.5 mm in diameter. In its very base, it is provided with one stele of a cauline nature, but in passing through the proximal portion, a few branchlets are given off, especially from the lower side, and run through into the distal portion. In the part of the bud, the cauline stele turns mostly into the bud, while a part, after divided into a few, enters into the distal portion, so that, in the latter portion there are 6–8 steles, each consisting of a diarch or triarch bundle, arranged in a circle. They consist, therefore, of the branchlets of the cauline stele in the proximal portion. The second stoloniferous organ is commonly found (rh_2).

The normal root is slender, 1 mm in diameter, and is monostelic, consisting of triarch or tetrarch radial bundle (*r*).

Platanthera japonica Lindl.

This is one of the large plants (Fig. 1, B), and the stoloniferous organ is thick and stout, 5–6 mm in diameter, and long, more than 10 cm in length (Fig. 3). In its very base there is a cauline stele, from which some small steles are

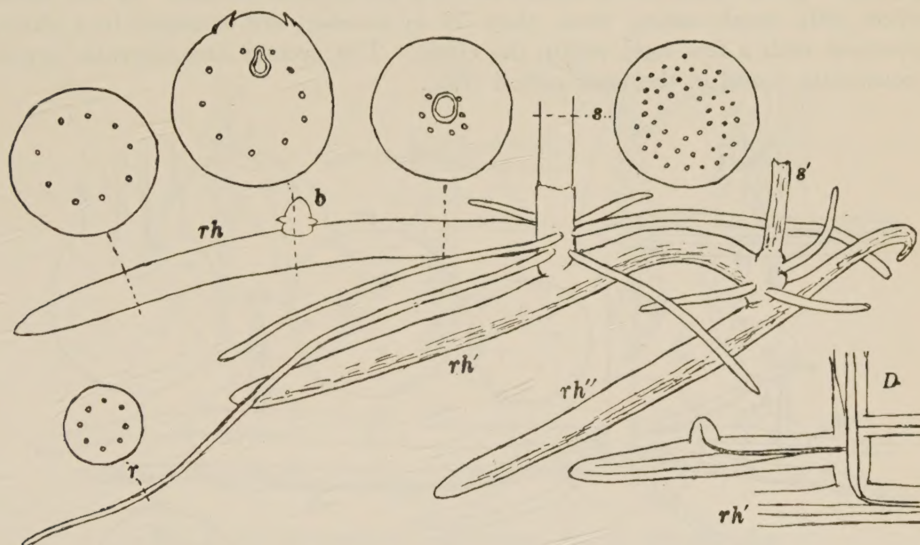


Fig. 3. *Platanthera japonica*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. *rh*, new special organ. *rh'*, remain of special organ of former year. *rh''*, remain of special organ two years ago. *s'*, remain of stem of former year. Other abbreviations as in Fig. 2.

given off, which pass into the distal portion, while the cauline stele turns into the bud. In the distal portion are found, therefore, more than 10 small steles, each consisting of a triarch or tetrarch bundle, arranged in a circle. The siphonostelic structure and the mode of departure of small branches in the proximal portion is especially clearly seen, as the organ is long and thick. In one case a small process is found at the stem base, which represents the early stage of a second stoloniferous organ.

In the normal root, 2 mm in diameter, a central stele consisting of a pentarch bundle is found (*r*).

Subtype 3. *Platanthera hologlottis* type

Platanthera hologlottis Maxim.

This is a tall, but slender plant. Some thick roots are found at the stem base, one of which is somewhat longer, 7 mm in diameter, 16 cm in length, and bears a large bud in its middle part (Fig. 4). At its very base, some steles, instead of one stele as in the former types, are arranged in a circle, and they pass through the proximal portion until most of them turn in the bud. Meanwhile, they give off small branches, which, further dividing, enter into the distal portion. The original steles are somewhat larger than the branches and are cauline in their structure, while each of the branches is radial in its structure. They are 10–20 in number, arranged in the proximal portion nearly in two irregular concentric circles, the larger ones being situated in the inner circle, and it is these steles of the inner circle that which turn into the bud. In the distal portion only small steles, more than 10 in number, are arranged in a circle, sometimes with a few ones within the circle. The second stoloniferous organ is constantly found in the later period (rh_2).

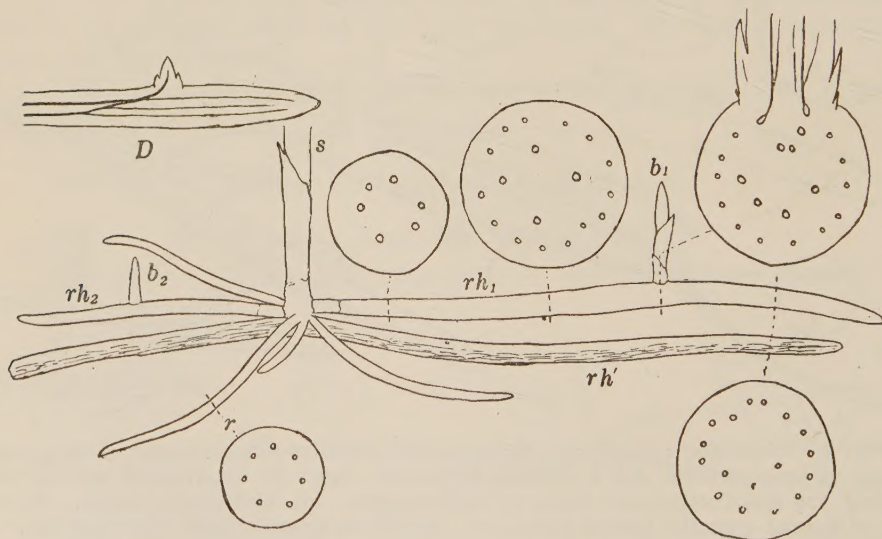


Fig. 4. *Platanthera hologlottis*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

The normal root, 2–3 mm in diameter, is provided with numerous, usually 8–9 steles, each consisting of a diarch or triarch bundle (*r*).

Type B. Fusiform type

Among some roots gone out of the stem base one is more or less thick and fusiform (Fig. 1, E, H). It grows obliquely or vertically downwards. In its basal part is produced a bud, and at the stem base there is a mother root of the former year. Though the main or distal portion of such an organ is in general large and fusiform, the proximal portion is rather short and indistinct or looks like a short stalk, which is nearly perpendicular to the main portion. The second fusiform organ is not found generally.

The normal root is typical in its structure.

Subtype 1. *Platanthera nipponica* type

Platanthera nipponica Makino

This is a small plant with a few slender roots and a fusiform one (Figs. 1, E; 5, A). The latter is not very thick, 4–5 mm in diameter, and distelic, each

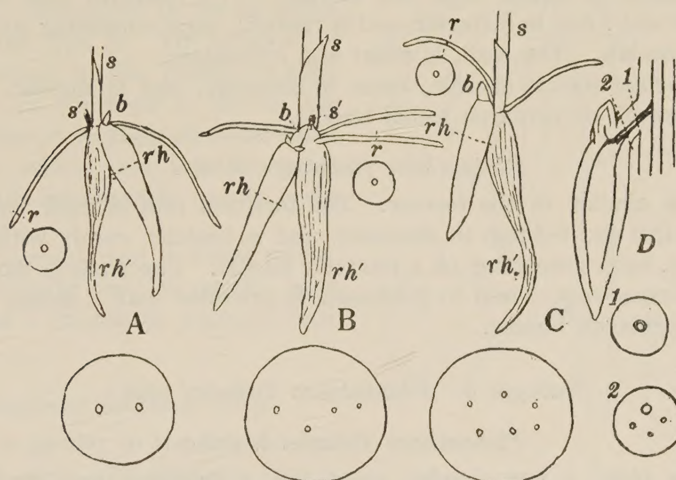


Fig. 5, A. *Platanthera nipponica*, B. *P. ophrydiodes*, C. *P. Takedai*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Figs. 2 and 3.

showing a tetrarch or pentarch, rarely triarch, radial bundle (5, A). The part of the stalk is short and includes a stele of a cauline type, which at the part of the bud is divided into two, the one entering into the bud and the other, after divided into two, entering into the main part. This type corresponds to the type A–1, whose proximal portion is shortened. In this case also, the initial of the bud is at first hidden within the outer tissue, and when the fusiform organ becomes a certain size, this initial is exposed as a small process. The bud formation is, therefore, endogenous, as is described in *Platanthera Florenti*

(type A–1).

The normal root, 2 mm in diameter, is monostelic, consisting of a pentarch bundle (*r*).

Subtype 2. *Platanthera ophrydioides* type

Platanthera ophrydioides Fr. Schmidt

This is similar to the former, but the fusiform root, 4–5 mm in diameter, is tristelic, rarely distelic (Fig. 5, B). These steles, each consisting of a tetrarch or pentarch bundle, are arranged in an arc. The part of the stalk is thin and monostelic, showing a cauline structure, and at the part of the bud it is divided into three or four, one of which turns into the bud and the others enter into the main part.

The normal root, 2 mm in diameter, is monostelic, consisting of a pentarch bundle (*r*).

Platanthera hachijoensis Honda

This plant is larger than the former. The fusiform root is thick, 20 mm in length and 7 mm in diameter, and is tristelic, each consisting of a tetrarch or pentarch bundle. The stalk is short and monostelic.

The normal root is slender, 3 mm in diameter, and is distelic, each consisting of tetrarch or pentarch radial bundle.

Platanthera platycorys Schltr.

This is similar to the former. The fusiform root is thick, more or less 50 mm in length and 6–8 mm in diameter, and is tristelic, rarely with a few additional steles, each consisting of a tetrarch bundle. The stalk is monostelic.

The normal root, 5 mm in thickness, is provided with 2 steles, each consisting of a pentarch bundle.

Subtype 3. *Platanthera Takedai* type

Platanthera Takedai Makino

In this plant a few slender roots and a fusiform one are clearly distinguished (Fig. 5, C). The latter is 60 mm in length and 5–6 mm in diameter and includes 5–6 steles arranged in two arcs or in an irregular circle, each consisting of a pentarch bundle. The stalk is short and thin and contains a circular cauline stele (*D*, 1). It is divided near the bud into 2 or 3 (*D*, 2), one of which enters into the bud, and the others, after further dividing, enter into the main part. This type corresponds to the type A–2, whose proximal portion is extremely diminished.

The normal root, 2–3 mm in diameter, is provided with a radial stele, consisting of a diarch or triarch bundle (*r*).

Platanthera tipuloides Lindl.

This is similar to the former. The fusiform root is 50 mm in length and 6 mm in diameter and includes 4–6 steles, arranged in an arc or circle, each con-

sisting of a pentarch to octarch bundle. The stalk is thin and includes a cauline stele.

The normal root, 2–3 mm in thickness, is tristelic, each consisting of triarch or tetrarch bundle.

Subtype 4. *Platanthera minor* type

Platanthera minor Reichb.

This is one of the large plants and the roots are generally thick (Fig. 6). The fusiform root, 50 mm in length and 5–6 mm in thickness, is polystelic. In some cases, 6 or more steles are arranged in a circle, while in others, besides 7–10 steles arranged in an circle are found 1–2 steles within the circle. Each stele is small and radial, consisting of a triarch to pentarch bundle. The stalk is somewhat long, nearly 10 mm in length, and it reminds us that this portion should correspond to the proximal portion of the type A. The behavior of the stelar system in this portion is similar to that of the type A, that is, the central cauline stele gives off small steles successively, which pass into the main part, while the cauline stele mostly turns into the bud.

The normal root, 4–5 mm in diameter, is tristelic or tetrastelic, each consisting of a triarch to pentarch bundle (*r*).

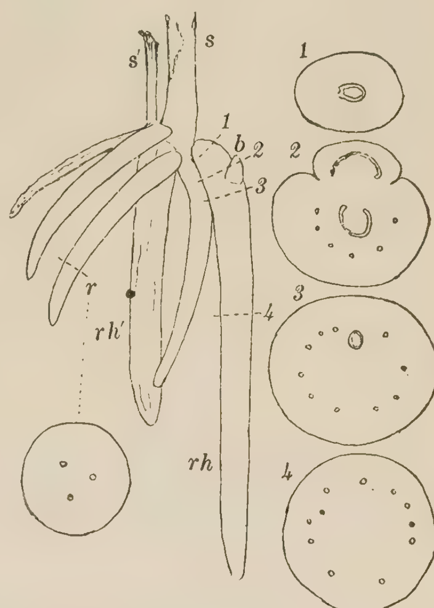


Fig. 6. *Platanthera minor*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, showing the distribution of stelar system. Abbreviations as in Figs. 2 and 3.

Platanthera decipiens Lindl.

This is similar to the former species (Fig. 1, H). The fusiform root is thick, 30 mm in length and 6–8 mm in thickness, and is polystelic. The steles are arranged in a circle, and besides there are 1 or 2 steles within the circle, the total being 8–10. Each stele is small and radial, consisting of a triarch or tetrarch bundle. The behavior of the stelar system in the stalk is similar to the former.

The normal root, 1.5 mm in thickness, is monostelic, consisting of a polyarch bundle.

Platanthera sachaliensis Fr. Schmidt

This is also similar to the formers. The fusiform root, 30 mm in length and 6–7 mm in thickness, is polystelic. The steles are arranged in a circle, and

besides 2–5 steles are found within the circle, the total being 14–16. Each stele is small and radial, consisting of a triarch bundle. The stalk is similar to the formers.

The normal root, 4 mm in diameter, has 7–8 steles, each consisting of triarch to pentarch bundle.

Platanthera Okuboi Makino

This is rather a large plant and the fusiform root is very thick, 15 mm in thickness (Fig. 7). In its thickest part we see 16–20 steles arranged in two irregular concentric circles. Each stele is small and radial, consisting of a pentarch to septarch bundle. In the stalk, a circular cauline stele turns mostly into the bud, and the remained part, after dividing into some steles, enters into the main portion, in which they divide further in numerous ones.

The normal root, 2–3 mm in thickness, is monostelic, consisting of a polyarch radial bundle (*r*).

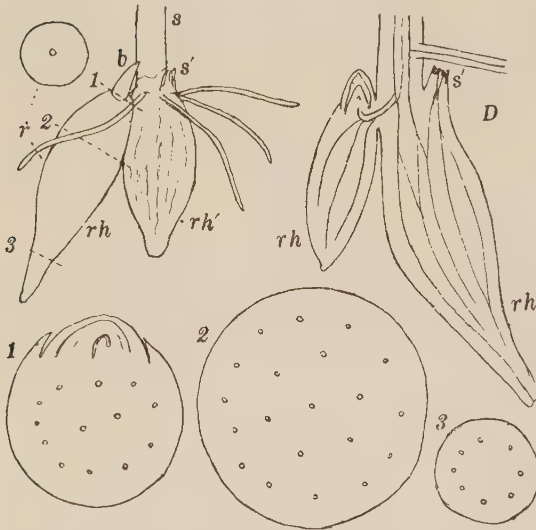


Fig. 7. *Platanthera Okuboi*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal sections (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Figs. 2 and 3.

Subtype 5. *Orchis chondradenia* type

Orchis chondradenia Makino (*Chondradenia Yatabei* Maxim.)

This is a small plant whose fusiform root is not very thick, 30 mm in length and 4–5 mm in thickness, and is provided with 4–5 steles arranged in an arc or circle, each consisting of a diarch or triarch bundle. The stalk is thin and short and includes a few steles arranged in a circle. They turn mostly into the bud, and their branches enter into the main part. This type of the stelar system in the stalk is similar to *Platanthera hologlottis* (type A–3). It is to be noticed that a small process of the second fusiform root is to be seen at the opposite side of the first.

The normal root is slender, 1.5 mm in thickness, and includes 3 small steles.

Type C. Handform type

The root system of this type is similar to the former type B, but the fusiform root is not simple and its tip forks twice or thrice, so that, it looks like

a hand with some fingers (Fig. 1, F). This is usually situated in vertical direction. In the younger stage, it is fusiform, and then its tip forks, and later on the forked tip forks again, but as the forking is generally irregular, the form of the fingers is more or less asymmetric. This type is familiar with us, as the salep roots for medical uses belong mostly to this type. The second organ is not found. It is characteristic that the repeated forking occurs in one plane, so that Schenck (1918) considered such a root as a kind of fasciation.

The normal root is typical in its structure.

Subtype 1. *Orchis aristata* type

Orchis aristata Fisch. var. *immaculata* Makino

In this plant the handform organ is distinct, and its distal part forks twice or thrice, more or less irregularly, and each of the branches tapers gradually into slender form (Figs. 1, F; 8). The main part is flattened, 7×9 mm in thickness, and contains 6–9 steles arranged in an ellipse (2). In the forking part these steles are separated in two groups and each group enters into each part (2–3). If this part forks again, the steles are separated in two groups, and each

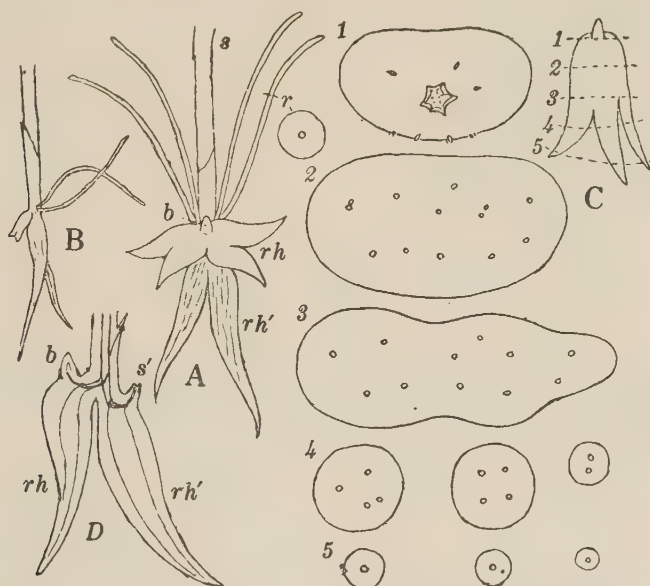


Fig. 8. *Orchis aristata* var. *immaculata*. External form of subterranean organs of a young (B) and mature (A) plants, cross sections in their various portions (C), and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Figs. 2 and 3.

group enters into each branch, and so on, so that, in the slender branchlets only one or two steles are found (5). They are all small, each consisting of a pentarch or hexarch bundle. The stalk is short and is perpendicular to the main part,

and includes in the very base a cauline stele, from which some small branches are given off (1). The latter enter into the main part, while the cauline stele turns into the bud (*D*). Though this type seems to be different, owing to the forking, from the type B, it is essentially same with the type B–2 or 3 in its stelar system. The second organ was not observed. As has been illustrated in European species of *Orchis*, the initial of the bud is at first hidden within a distinct cavity of the stalk.

The normal root is thin, 1.5 mm in thickness, and includes a small stele consisting of pentarch or octarch bundle (*r*).

Gymnadenia conopsea R. Br. (*Orchis conopsea* L.)

This is similar to the former, but the forking of the fusiform root is much more frequent, so that it may be divided into 5–6, or more numerous branchlets (Fig. 9). The main part is somewhat flattened, 6×13 mm in thickness and includes 15–20 steles arranged in an ellipse (1). They are gradually separated into branchlets (2). Each stele is small and consists of a pentarch bundle.

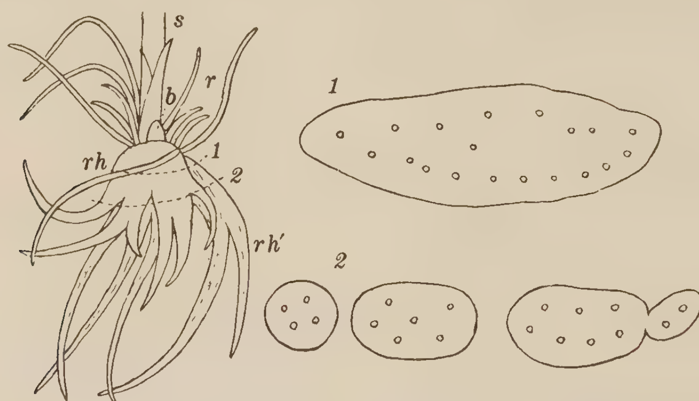


Fig. 9. *Gymnadenia conopsea*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, showing the distribution of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

The normal root is thin, 1.5 mm in diameter, and contains a polyarch bundle.

Coeloglossum viride Hartm. var. *bracteatum* Rich.

The forked root is similarly constructed as the formers and the tip is divided into 5–6 branchlets. It has a tendency that the main or unforked portion is longer than the former species. The main part is somewhat flattened, 7×10 mm in thickness, and includes 9–10 steles, each of which consists of a tetrarch or pentarch bundle.

The normal root is thin, 1.5 mm in diameter, and contains a stele consisting of a polyarch bundle.

Type D. Tuberous type

The root of this type is similar to the type B, but the special root is not fusiform, but is more or less spherical and tuberous (Fig. 1, D). When the bud is produced on it, the proximal part is usually short and becomes to be indistinct. The second organ is not generally found.

The normal root is thin and slender.

Subtype 1. *Amitostigma Kinoshitai* type

Amitostigma Kinoshitai (Makino) Schltr. (*Gymnadenia Kinoshitai* Makino)

This is a small plant whose tuberous root is rather club-shaped, vertically elongated, 3–4 mm, rarely 6 mm in diameter (Fig. 10.) On its basal part is produced a bud, and it is attached to the stem base by means of a thin stalk. It is remarkable that it contains only one stele, consisting of a large polyarch bundle, throughout the main part. This looks like the type B, but the construction of the stelar system is different.

The normal root is thin, 1–1.5 mm in diameter, and is monostelic, consisting of a polyarch radial bundle (*r*).

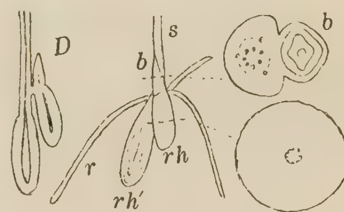


Fig. 10. *Amitostigma Kinoshitai.* External form of subterranean organs, cross sections in their two portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

Subtype 2. *Orchis pauciflora* type

Orchis pauciflora Fisch.

This is a small plant whose special root is short but tuberous, 7–8 mm in thickness (Fig. 1, D). It contains 2, more or less large steles, each consisting of a polyarch bundle (Fig. 11). The stalk is short and thin and is monostelic. A portion of this cauline stele turns to the bud, while the remaining, divided into two, enters into the tuber. The behavior of the stelar system is, therefore, just like to the type B–1.

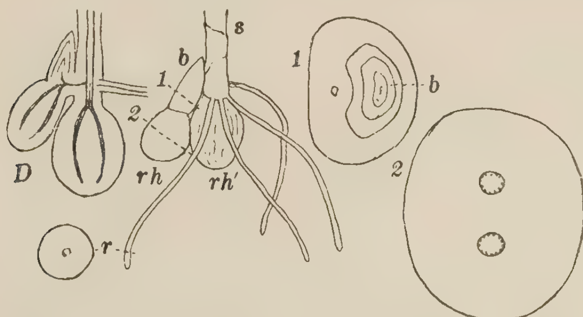


Fig. 11. *Orchis pauciflora.* External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

The normal root is thin, 1.5 mm in thickness, and is monostelic, consist-

ing of a polyarch bundle (*r*).

Orchis rupestris (Miq.) Schltr. (*Gymnadenia rupestris* Miq.)

This plant is very similar to the former. The tuberous root, 6 mm in thickness, shows sometimes an irregular form, as it grows commonly in the cleft of the rock. It contains 2, more or less large steles, each consisting of a tetrarch or pentarch bundle. The behavior of the stelar system in the stalk and the main part is similar to that of the former.

The normal root, 1–2 mm in diameter, is monostelic, consisting of a pentarch or hexarch bundle.

Gymnadenia cucullata (L.) Rich. (*Orchis cucullata* L.)

This plant is also similar to the formers. The tuberous organ is somewhat large, 10 mm in thickness, and contains 2 steles, each consisting of a polyarch bundle.

The normal root, 2 mm in diameter, is monostelic, consisting of a tetrarch bundle.

Type E. Tuberous type with stalk

The plants of this type are similar to the former in having a spherical tuberous organ, but differ in possessing a distinct stalk (Fig. 1, A, G). This stalk, given off from the stem base, is long and uniformly slender, and is clearly distinguished from the tuber. The stalk is connected with the tuber in a certain part, and a bud is produced in this connecting part. This tuber is usually produced only one, but in *Pecteilis* two tubers are generally found.

The normal roots are slender and usual in their construction.

Subtype 1. *Pecteilis radiata* type

Pecteilis radiata (Spreng.) Rafin. (*Habenaria radiata* Spreng.)

The tuber of the former year at the bottom of the stem is spherical, 7–10 mm in diameter, and monostelic, consisting of a large polyarch radial bundle. Some slender roots go out of the stem, and in two of them their tips begin to thicken, until they become new tubers, each with a long stalk

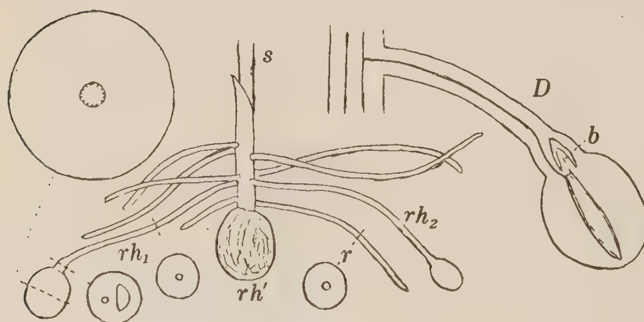


Fig. 12. *Pecteilis radiata*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

(Figs. 1, G ; 12). One of the two is larger than the other, and they correspond to the first and second special organs in other types. The stalk is long and slender, 80 mm in length and 1.5 mm in thickness, and looks like a normal root, but it includes a siphonostele showing a cauline structure, which enlarges at the tip of the stalk and enters into the tuber, transforming its structure into a root type. The bud is produced at the connecting part of the stalk, at first within the cavity of the stalk. When the tuber grows to a certain extent, a small bud is exposed, and a part of the stele of the stalk enters into the base of the bud.

The normal root is slender, 1.15 mm in diameter, and monostelic, consisting of a pentarch or hexarch bundle (*r*).

Subtype 2. *Habenaria sagittifera* type

Habenaria sagittifera Reich.

This is a slender plant with some slender roots and a tuber with a distinct stalk (cfr. Fig. 1, A). The tuber is spherical, 8–15 mm in diameter, and includes a single large stele, 2–3 mm in diameter, consisting of a polyarch bundle (Fig. 13). The stalk is slender, 15 mm in length and 2 mm in diameter, and

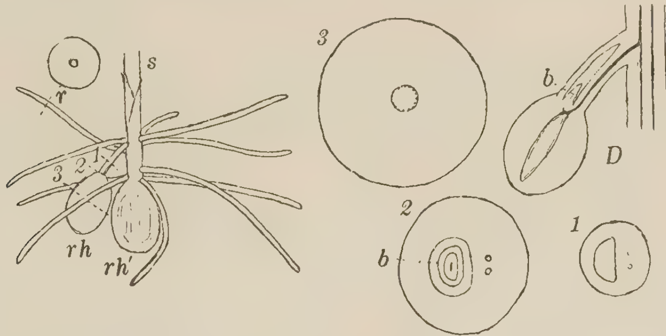


Fig. 13. *Habenaria sagittifera*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

includes a central cavity, and along on one side of this cavity run 2–3 pieces of bundles (1), which at its tip enlarge and fuge into a cirçular bundle, and mostly enter into the tuber and partly into the bud, which is at first situated within the cavity of the stalk (2). Only one tuber was observed.

The normal root is slender, 1.5 mm in diameter, and monostelic, consisting of a polyarch bundle (*r*).

Habenaria linearifolia Maxim.

This plant is very similar to the former (Fig. 1, A). The tuber, 7 mm in diameter, is monostelic, consisting of a polyarch bundle. The stalk is slender, 10 mm in length and 2 mm in diameter, and includes a central cavity.

The normal root, 1.5 mm in diameter, is monostelic, consisting of a polyarch arch bundle.

Subtype 3. *Herminium angustifolium* type

Herminium angustifolium (Lindl.) Benth. et Hk.
var. *longicrure* Makino

This is a slender plant with some slender roots and a tuber with stalk (Fig. 14). In the tuber, which is spherical or ellipsoidal, 15 mm in length and 10 mm in thickness, 10–13 small steles, each consisting of triarch to pentarch bundle, are arranged in a circle or in an irregular circle (3). The stalk is short and slender, 10 mm in length and 1.5 mm in diameter, but is clearly distinguished from the tuber. In the stalk is a small central cavity, and in its adaxial side is a small bundle running through it (1). At its tip, the bundle thickens a little to show a cauline structure, one part of which enters into the bud, while the other, dividing into several steles, enter in the tuber (2). The behavior of the stelar system in the tuber is comparable with the type B–3 or B–4, but that in the stalk is different.

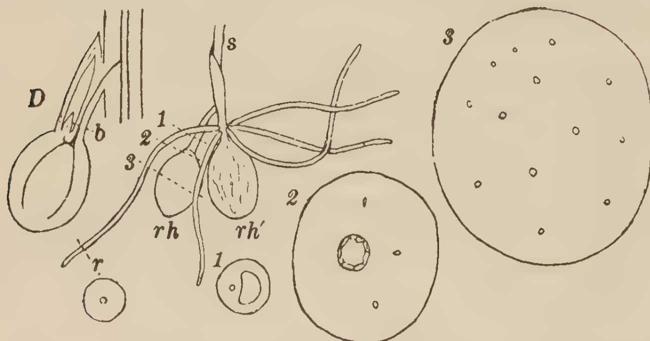


Fig.14. *Herminium angustifolium* var. *longicrure*. External form of subterranean organs, cross sections in their various portions, and a diagram of special organ in longitudinal section (*D*), showing the distribution and course of stelar system. Abbreviations as in Fig. 2.

The normal root is slender, 1 mm in thickness, and monostelic consisting of a hexarch to octarch bundle (*r*).

General Consideration and Discussion

In the subterranean organs in the Ophrydinae described above, we see the following characteristics.

1. In the subterranean organs we distinguish the normal roots and the special organs, and the stems stand on the special organs of the former year.

2. Among these organs given off from the stem base, one or two are the special organs, on each of which a new bud is produced. This bud becomes the stem in the following year.

3. The normal roots, few in number, are slender throughout and show the typical root structure, each showing a single stele, but a few roots in certain species show distelic, tristelic, or polystelic condition. Each stele is small and consists of triarch to pentarch, occasionally polyarch radial bundle, enclosed by an endodermis.

4. The special organs are a) stoloniferous, b) fusiform, c) handform, d)

tuberous, or e) tuberous with stalk in their form. In one part of each a bud is produced, and the proximal portion, that is, from the very base to the bud, and the distal portion, that is, from the bud to the tip, is distinguishable. These two portions are different in morphological and anatomical characters. Though in most species the proximal portion is short and distinct (types B, C, and D), it is in some species long (type A) or stalk-formed (type E).

5. In the distal or main portion of the special organ we see some steles, usually arranged in a circle. Each stele is small and is constructed just as that of the normal root, enclosed by an independent endodermis. In some cases, it contains numerous steles arranged in an irregular circle or in concentric circles, but in a few cases there is only a single stele, which is more or less large and polyarch (types D-1, E-2, 3). They divide or fuse with each other within this portion, so that their number is not constant in its different portions. The maximum number of the steles was observed in *Platanthera Okuboi*, in which more than 20 steles are found in a cross section of a thick tuber. Stojanow (1917) observed in *Orchis pallena* a tuber with about 100 steles. On the tip of the distal portion is found a root cap.

6. In the very base of the proximal portion of the special root we see a single stele consisting of a siphonostele, containing a parenchymatous pith and enclosed by an endodermis, showing a cauline structure.

7. The stele of the proximal portion gives off some small branches, which pass into the distal portion and become the stelar system in that portion.

8. The new initial of the bud is produced at first endogenously in a certain part of the special organ, hidden within a cavity, which is very prominent in some cases (type E). In a later stage, the initial enlarges, and exposes as a small process. The stele in the bud is the continuation of the cauline stele in the proximal portion.

9. In winter the stem, the old special organ in its base, and normal roots die out, but the young special organ with its bud remains active. In the following spring, the bud develops as a new shoot.

10. In all kinds of the subterranean organs, long root hairs, sometimes longer than 4 mm, are found, produced thickly on the surface, especially prominent in the tuberous portion.

11. In the cortex of all kinds of the subterranean organs we see large parenchymatous cells containing starch grains or fungus hyphae, the distribution and amount of which is very different in different individuals. The old special organs at the stem bases are usually wrinkled and contain neither starch nor hyphae, and become more or less spongy.

12. In the cortex of all kinds of the subterranean organs we see mucilage cells, which are more less larger than the normal cells, and also raphid cells.

The most important characteristics in the subterranean organs are in the presence of the polysteles and the bud formation in the special organs.

The definite production of the bud on the root is rather a rare case, and the genus *Pogonia* shows a good example among the Orchidaceae. The root of *P. japonica* Reichb., for example, is slender and very long, and on its certain

portion is produced a bud. Such a root shows a root structure throughout its whole length, and there is no doubt that it is a typical root. *P. verticillata* (Mühl.) Nutt. in America is also a good example showing the bud on its long roots (Correll 1950).

The mode of formation of the bud in the special organ is common in all species examined, that is, the bud is produced endogenously hidden within a cavity of a certain portion of that organ. Such a mode of formation has been already illustrated in some European speciẽs, such *Orchis* (cfr. Arber 1921, Stojanow 1917, Sharman 1939, etc.), and the writer proved that this mode of formation should be found in all species of Ophrydinae examined. This is especially prominent in the species of type E (*Pecteilis* and *Habenaria*), as the bud is found at first within a long cavity of the stalk. Arber (1921) and Sharman (1939) compared such a bud formation with that of the stolon (dropper or sinker) of *Tulipa* or *Erythronium* of the Liliaceae (cfr. Ogura 1952)[1]. The external form, as well as the internal structure of the stolons of these plants is very similar to that of the special organs in type E, as the tuber is produced at the tip of the stalk and the bud is produced within the cavity of the stalk. But when the mode of formation of such organs is compared with each other, they are not homologous, because the bud in the tuber of *Tulipa* and *Erythronium* is produced by the displacement of the terminal bud of the mother bulb, while in the present case, the special organ itself is not at all terminal and may be considered as lateral.

On the other hand, the special organ, now in discussion, shows a different structure in the distal and proximal portions. Though the distal portion shows the polystelic condition, each stele is of a typical radial structure and may be considered as a root or a root system, while the proximal portion is rather cauline in its structure. But the construction in the latter becomes complex, as the single cauline stele gives off small branches, which passing through this portion enter into the distal portion. This behavior of the stelar system is clearly shown tn the type A, in which the proximal portion is long, while in other types, such as B, C, and D, as the proximal portion is short, the behavior of the stelar system is not always distinct, but it may be considered as a shortened case of the type A (Fig. 15).

As described before, a polystelic root of the Orchidaceae has been considered as 1) a single root provided with numerous steles (Irmisch 1850, St.-Pièrre 1855, Prillieux 1865, Capeder 1898, Stojanow 1917, Arber 1921, Solereder and Meyer 1930), 2) a root being formed by coalescence of numerous roots (van Tieghem and Duliot 1886, van Tieghem 1891), 3) an organ of shoot nature with a bud (Clos 1847, Fabre 1856, Schleiden 1861), or 4) combined organ of a stem and roots (Schacht 1854, Holm 1904) and so on (cfr. Capeder 1898, Stojanow 1917). In discussing this problem, the writer wants to consider the proximal and distal portions from the different stand points, as these portions are constructed in different way. It was not wise that most of the former authors

1) Ogura, Y. Morpholygy of the subterranean organs of *Erythronium japonicum* and its allies. Phytomorph. 2. 1952. 113.

considered these portions mixed together.

Firstly, we may consider the morphological nature of the proximal portion (Fig. 15). Considering the type A–2 as a starting point, we may consider the course and nature of the stelar system as follows. In the basal part of the proximal portion, there is only a siphonostele, which is constructed as that of the stems in some Dicotyledons or of the creeping rhizomes in some Monocotyledons, so that it may be considered not as a radical but as a cauline. This siphonostele passes through the proximal portion and turns to the bud and enters into it. Meanwhile, it gives off small branches successively, firstly on the under side, and then on the lateral sides, which run through the periphery of this portion and pass into the distal portion. Each of these branchlets is smaller than the mother stele and consists of a radial bundle. The steles of the distal portion are, therefore, the continuation of such branchlets of the cauline stele of the proximal portion. In some cases, when the branchlets are few, they are given off only on the under side. In some other cases, the cauline stele is divided into a few ones near the bud, and one part of them enters in the bud and the others enter in the distal portion. In the simplest case, the branching occurs at the part of the bud, and the cauline stele is divided into two or three, the one entering in the bud and the others in the distal portion (type A–1).

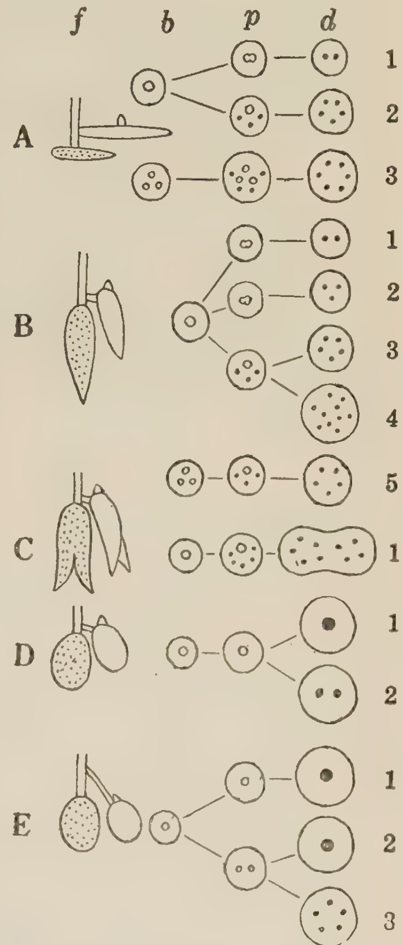


Fig. 15. Comparison of morphology and anatomy of special organs diagrammatically shown, classified in 5 types (A–E) and subtypes (1–5). *f*, external form; special organ of the former year is dotted. *b*, *p*, *d*, cross sections of special organ in its base (*b*), proximal portion near the bud (*p*), and distal portion (*d*), showing the distribution of stelar system. Stele of cauline nature is shown in black, that of radical nature in white.

In general, in the proximal portion there is a central cauline stele, which enters in the bud, while its branchlets showing the radical construction enter in the distal portion and constitute its stelar system.

The case A–3 seems to be different from this general principle, as even in the very base of the proximal portion, the stele is not a continuous ring, but is interrupted in some parts. But such a structure may be considered also as a

case of cauline nature, because such a form may be met with in some Monocotyledonous rhizomes. The same condition will be met with in the type B–5.

In the type B with fusiform organ, the proximal portion is very short and quite different from that of the type A, but we can observe the stelar system consisting of a cauline stele and its branches, though it is more or less obscure owing to the shortness of that portion, so that we may consider that the type B–1 is equivalent with the type A–1, and the types B–2, B–3 and B–4 with the type A–2. The type C with handform organ seems to be different from the type B, but its stelar system is fundamentally same with that of the type B–4, the steles in its distal portion separating and entering into fingers.

On the other hand, the type D with spherical tuber is rather similar to the type B in its external form, and in its stelar system the type D–2 is equivalent to the type B–1, but the type D–1 is monostelic. This is also the case of the type E with long stalk, and the type E–1 is equivalent with the type D–1, while in the type E–2 the stelar system in the stalk is reduced, showing no more circular condition. This is also the same in the type E–3, in which, however, the main portion shows a polystelic condition. This type seems to be similar with the type B, but the stelar system of the stalk is quite different and simple, and the branching of the small steles is not observable within the stalk.

Considering all cases we may conclude that the branchlets, given off from the cauline stele in the proximal portion, may be the root traces, which enter into the distal portion, but as these traces are enclosed within a common cortex in the proximal portion, they are also enclosed within a common cortex in the distal portion, and this is the origin of its polystelic condition. If the root traces go out of the cortex, the normal roots should be formed. The case, in which small roots are fused together into a thick root system, was found in *Asphodelus tenuifolius* (Liliaceae) (Mehta 1935)[1]. In this case, the outline of each root is easily visible, and this root system cannot be considered as a typical polystelic root. The case in which root traces are enclosed in the cortex of the stem is known in some species of *Lycopodium* (cfr. Ogura 1937)[2]. The similar condition may be found in the cortex of the Palaeozoic species of *Psaronius* (cfr. Ogura 1937). These cases are similar to the present case, but as each trace is provided with its own cortex and epidermis, it is clearly shown that the root traces penetrate longitudinally through the cortex of the stem. In the present case, each trace is not enveloped by its own cortex, and this may be due to the entimate fusion of the root traces and the cortex of the stem. From these considerations the writer considers that the proximal portion is the portion in which the central cauline stele gives off the root traces, and this portion may be considered as the combined system of the cauline axis and the root traces, and the designation "rhizophore" may be applied here.

---

1) Mehta, K. R. The root system of *Asphodelus tenuifolius* Cavan. Journ. India. Bot. Soc. 13, 1935, 271.

2) Ogura, Y. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. Handb. d. Pflanzenanatomie, II-3, 1937.

The special root of the type A elongates itself horizontally, and after elongating in some distances, a bud is produced, generally near its tip. The bud becomes larger, while the tip elongates itself to form its distal portion. The bud seems to be a lateral organ, and White (1907) ascertained that the bud is lateral, and the true tip of the proximal portion is found at its base as a small process, and also that the polystelic distal portion is a lateral root produced at the bud base. He observed the case when the root curves downwards at the bud, and he explained the root as lateral. The writer observed such a case, but it is rather common that the distal and proximal portions are on a straight line, so that the writer considers that the distal portion is the direct continuation of the proximal portion.

In the second place, we may consider the morphological character of the distal portion, which is polystelic. The steles, which come from the proximal portion, branch themselves or fuse with each other in this portion, and diminish gradually toward the tip. Each of them is typically radial in its structure, enclosed by an endodermis. It is mainly this portion that the problem of polystely has been discussed. It is clear that there is no traces of a cauline nature, and the hypothesis 3) or 4) mentioned above cannot not be applied in this portion. This portion is a continuation of the root traces produced in the proximal portion, and may be considered as formed by a coalescence of some roots, or shortly as a root system. This is indicated in the hypothesis 2), but the coalescence is so complete that there is no traces of the boundary of each root, as seen in *Asphodelus*, and therefore the root cap is indicated by a common one. The handformed tuber (type C) may be considered that the coalescent root system is separated secondarily.

In the third place, we may consider the polystely in the normal roots. Though most of the normal roots are provided with a single stele, a few are provided with some steles, each stele being constructed in a radial form, and their general construction is similar with the distal portion of the special organs. Such polystelic roots were found in numerous species of *Platanthera*, such as *P. minor*, *P. hachijoensis*, *P. platycorys*, *P. Takedai*, *P. tipuloides*, *P, sachaliensis*, *P. japonica* or *P. hologlottis*. White (1907) also found such polystelic roots in some species. He observed the protostelic or solenostelic construction in their base and concluded that the polystely was produced by the separation of such a single stele. The observation of the writer did not coincide with this, because the writer observed the separated steles at their bases, that is, separated root traces entered into the root, so that we may consider that some root traces are combined in a single root system, as in the distal portion of the special organ, and not by the separation of a single stele.

It is naturally desirable that the classification of genera or species, which is mainly based on floral characters, should coinside with that based on morphological characters of vegetative organs. In the Orchidaceae now in discussion, a certain number of species with a similar type of subterranean organs belongs mostly to a certain genus, though there are some exceptions, that is, most species of *Platanthera* and *Perularia* belong to the types A and B, those of *Orchis*, *Gymnadenia*, *Coeloglossum* and *Amitostigma* to the types C and D,

and those of *Habenaria*, *Pecteilis* and *Herminium* to the type E. It should be remembered that in *Platanthera* two types A and B, which are in some extents different from each other, may be found, and it is also true in *Orchis* and *Gymnadenia*, in which two types C and D are found.

Though the types A and B may be distinguished in the length of the proximal portion and in the thickness of the distal portion of the special subterranean organ, their vascular behavior is not fundamentally different. It is not strange that two species of *Perularia*, which may be classified sometimes in *Platanthera*, show the type A. *Orchis cyclochila* among the type A and *O. chondradenia* among the type B are exceptional.

The same situation may be met with in *Orchis* and *Gymnadenia*, in which two types C and D are distinguished in handform or tuberous subterranean organs, as has been illustrated in numerous European species. *Coeloglossum* is similarly constructed as in *Orchis*, though it is sometimes classified in *Platanthera*. *Amitostigma*, which shows the type D, belongs to a special group similar to *Gymnadenia*.

Habenaria and *Pecteilis* are genera in close connection with each other, and show the unique type E, but *Herminium* with a similar type is somewhat different in its vascular structure.

In general, the type A may be called the stoloniferous *Platanthera* type, the B the fusiform *Platanthera* type, the C the handform *Orchis* type, the D the tuberous *Orchis* type, and the E the *Habenaria* type.

Summary

1. In each species of the Ophrydinae, we can distinguish two kinds of subterranean organs, the normal roots and the special organs.

2. The normal root is usually typical in its construction, but in a few species it is polystelic.

3. The special organ is only one or two in number, stoloniferous, fusiform, handform or tuberous in form, and is provided with a bud in its certain part.

4. This organ is distinguished in two portions, which are different in their construction. The distal portion is usually polystelic, each stele showing a typical radical structure, while the proximal portion is usually siphonostelic, showing a cauline structure. This siphonostele gives off small branches, which, entering in the distal portion, become the stelar system of the latter.

5. On the morphological nature of the special organ, the writer considers that the proximal portion is a combined system of a central cauline axis and peripheral root traces, while the distal portion is a combined system of some roots. The proximal portion may be considered, therefore, as a rhizophore, which carries the distal portion of a radical character.

Literature cited

Arber, A. Monocotyledons. Cambridge. 1921. 26.
Bernard, N. Etudes sur la tubérisation. Rev. gén. Bot. 19. 1902. 17, 58.
Capeder, E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora. 85. 1898. 419.
Fabre, J. H. De la germination des Ophrydées et la nature de leurs tubercules. Ann. Sci. nat. IV-5. 1856. 162.
Germain de St.-Pièrre, E. Recherches sur la nature de faux bulbe des Ophrydées. Bull. Soc. Bot. Fr. 2. 1855. 657.
Holm, T. The root structure of North American terrestorial Orchideae. Amer. Jour. Sci. IV-18. 1904. 197.
Irmisch. Th. Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin. 1850.
Pfitzer, E. Orchidaceae in Engler's Pflanzenfamilien. II-6. 1899.
Prillieux, E. Bulbes des Ophrydées. Ann. Sci. nat. V-4. 1865. 265.
Reichenbach, H. G. Orchidographische Beiträge. Linn. 7. 1877.
Schacht, H. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin. 1854. 115.
Schenck. H. Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln. Flora. 111-2. 1918. 503.
Schlechter, R. Die Orchideen. Berlin. 1915.
Schleiden, M. J. Grundzüge der wissenchaftlichen Botanik. Leipzig. 1861. 214.
Sharman, B. C. The development of the sinker of *Orchis mascula* Linn. Proc. Linn. Soc. London. 151. 1938. 5; and Journ. Linn. Soc. London. Bot. 52. 1939. 145.
Solereder, H. u. F. Meyer. Systematische Anatomie der Monokotyledonen. 6. 1930. 233.
Stojanow, N. Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen. Flora. 109. 1917. 1.
van Tieghem, Ph. Eléments de botanique. 1. Paris. 1891. 78.
van Tieghem, Ph. et H. Duliot. Sur la polystélie. Ann. Sci. nat. VII-3. 1886. 318.
White, J. H. On polystely in roots of Orchidaceae. Univ. Toronto Stud. Biol. 6. 1907. 1.

Botanical Institute, Faculty of Science,
University of Tokyo

Problèmes de l'organogénèse dans rameau axillaire et végétatif de Dicotylédones

Par
Masaki FURUYA

Avec 58 diagrammes et 33 figures

Table des matières

Introduction

Quand un rameau se fait, de nouvelles pousses se rejettent sur ce rameau et se forment des rameaux neufs ; ce processus est répété pendant tout le cours du développement. La feuille proprement dite est considérée comme ce qui dévie de la direction originaire de la tige (l'axe du rameau). Or, des feuilles produites d'un même rameau ne sont pas toujours mêmes dans la forme et dans la disposition. Nous avons analysé un assez grand nombre de pousses dicotylédones pour rechercher les formes et les arrangements des feuilles, et rendrons compte de quelques règles organographiques que ces pousses nous démontrent, quoiqu'elles nous soient toujours inéxplicables dans leur mécanisme métabolique.

Dans ce rapport nous ne traitons que celui qui est regardé comme nouvel axe (rameau), appelé *axillaire* par sa position. Peut-être, selon l'ordre de croissance, faut-il examiner d'abord le premier rameau qui commence par des cotylédones, avant la pousse terminale ou la pousse axillaire produites du premier rameau. Si nous choisîmes pourtant la pousse axillaire, c'est parce qu'elle est facile à recueillir, et que le premier rameau peut coïncider phylogéniquement à la pousse axillaire plutôt qu'à la pousse terminale (Maekawa, 1949). Et, nous ne touchons ni le croissement internodial de la tige ni le croissement intercalaire de quelques pétioles. Des matériaux employés dans cette étude ont été ramassés aux environs de Tokyo, excepté quelques-uns.

Observation

Des primordia de feuilles qui se produisent successivement à partir de la naissance du rameau se disposent dans une série. Les sujets principals de notre observation sont deux :

1. le temps d'initiation et la disposition des primordia de feuilles sur une tige.
2. la différence de forme entre des feuilles sur une tige.

Nous avons disséqué des pousses axillaires sous le microscope binoculaire, pour examiner ces deux questions. Des feuilles constituant une pousse sont généralement arrangées dans l'ordre de temps de naissance, la première-née se place du côté le plus externe. On n'a qu'à dépouiller successivement ces feuilles à l'aide de l'aiguille et de la pince, pour en inscrire le temps de naissance et la disposition. Mais il y a quelque inconvénient pour observer la forme de feuille. C'est que, par ce moyen, des feuilles ne sont observées qu'aux divers degrés de maturité, quelques-unes se présentent comme primordia de 50–60 μ, tandis que les autres se montrent feuilles mûres ou même feuilles écailleuses déjà mortes. Cependant nous représentons ces divers éléments comme ils sont, par les figures 2–25, car ce n'est pas difficile de juger leur type ontogénique à travers des formes différentes. La grandeur de leur taille montrée à la figure est justement la grandeur observée. Des phyllotaxis observées sont montrées par diagrs. 1–58, d'après le mode expliqué dans la suite.

Le Mode de Représentation de la Disposition des Feuilles

Il y a de toute façon deux sortes de modes pour représenter la disposition des feuilles : ou projection verticale ou projection horizontale. La dernière, diagramme de van Tieghem (1884), mode le plus souvent employé depuis Sachs, est la plus convenable sans doute à faire comprendre intuitivement, pourtant elle a des inconvénients quand un rameau se développe pendant longtemps, et, par surcrois, elle exige d'employer des courbes (c'est de la dissipation d'effort et de temps, si l'on inscrit des faits tout en les observant). Le mode employé ici est tiré de la première ainsi qu'on le voit par la figure 1.

Une pousse axillaire regardée du haut se fait voir plusieures feuilles juxtaposées (fig. 1–a). Elles, ayant diverses largeurs, entourent toutes un axe de pousse. Supposé que l'axe de pousse soit P et le centre du rameau-mère soit A, et que PA soit la ligne initiale et P soit le point original, on peut marquer un point donné B projecté sur cette surface horizontale, au moyen de la ligne vecteur PB et de l'angle APB, ainsi que l'affirment des règles de la trigonometrie. La largeur de la base de feuille qui s'attache à l'axe, montrée par la ligne grosse BC, est ainsi transposée à la fig. 1–b, puis à la fig. 1–c, toujours équivalente et sans aucune contrainte. La ligne étroite (fig. 1–c ; 2_r, 2_l, 3_r, ... , 6_r, 6_l) montre la largeur maximum de la feuille observée. On inscrit au diagramme la position de la cicatrice de feuille-mère qui a embrassée la pousse axillaire, parce qu'il y aurait quelque rapport entre la phyllotaxis et la position de la cicatrice (généralement, la phyllotaxis se tourne à un côtè

déterminé, si la cicatrice n'est pas située sur π).

Pour numéroter des feuilles succesives, le nombre cardinal est affecté suivant l'ordre de disposition, à partir de la prophylle. Des feuilles produites d'un même nœud sont données des mêmes numéros, remarqués par le lettre r ou l.

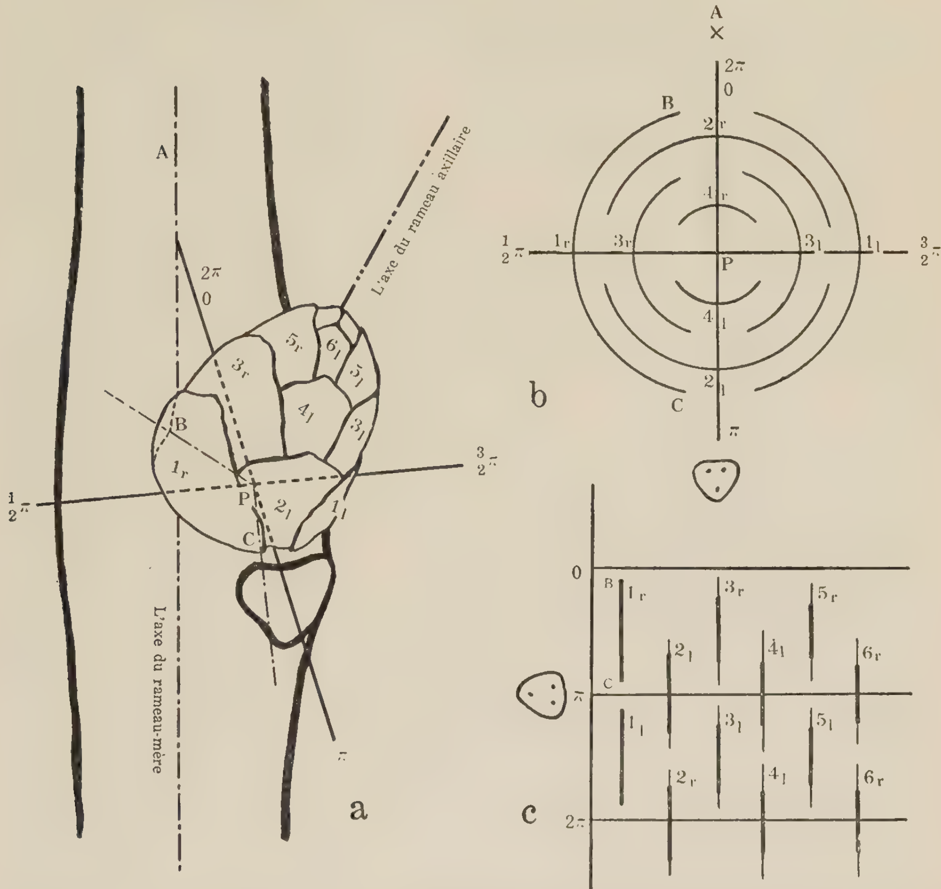


Fig. 1. a, figure schématique de la pousse donnée les axes coordonnés, ayant des feuilles écailleuses numérotées; b, diagramme des éléments de cette pousse verticalement projectés; c, diagramme de ces élément horizontalement projectés.

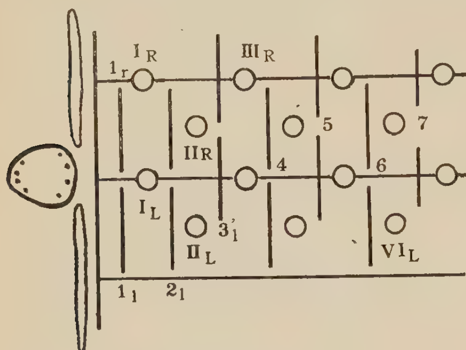
Les observations 1–58 montrent des faits observés sur 40 familles, 81 genres et 119 espèces.

Observation 1. (diagr. 1, fig. 2)

Exemple : *Turpinia ternata*, ⟨Com-O⟩*.

A voir le bourgeon, des prophylles (1_r, 1_l) sont des feuilles mûres qui ont le corps plat, embrassent la tige largement, montrent des nerfs étroits déjà différenciés, mais n'ont pas de la nervure médiane (fig. 2; 1_r). Des feuilles au deuxième nœud (I_R, I_L), décussées de prophylles, sont encore en état promordial. Elles ne s'attachent à la tige que par un point et les nerfs

n'en sont pas encore différenciés (fig. 2 ; I_R), mais elles doivent devenir feuilles lamelleuses. Or, les feuilles troisièmes (2_r, 2_l), décussées des deuxièmes, sont presque mûris et présentent la forme semblable à la prophylle (fig. 2 ; n_r), et les feuilles quatrième (II_R, II_L), décussées non pas de troisièmes, mais de deuxièmes, sont encore en état primordial, ne s'attachent à la tige que par un point, de même que les deuxièmes. Ainsi, deux sortes de feuilles sont alternativement trouvées jusqu'à la dernière feuille de cette pousse, et nous marquons par le chiffre arabe l'une série construite par les homogènes à la prophylle qui est traitée comme α-série, et par le chiffre romain l'autre série construite par les homogènes à la feuille au deuxième nœud, traitée comme β-série. Généralement, la feuille I_R est considérée comme la partie lamelleuse et 2_r, 2_l comme les parties stipulaires d'une feuille, mais elles, ces trois, ne proviennent pas d'un même primordium ; I_R se produit à un autre nœud, au temps différent, que 2_r, 2_l, et se développe d'une manière ontogénique si différente de celle de 2_r, 2_l. La tige est formée entre la feuille α_n et β_n par la croissance internodiale, si bien que α_{n+1} et β_n se laissent associer dans un groupe ($_{n=1,\ 2,\ 3,\ \ldots}$). Cependant, bien qu'elles s'associent ensemble, α- et β-feuilles se développent indépendamment les unes des autres, suivant chacune leurs systèmes propres, maintenant leurs phyllotaxis stables qui ne se donnent aucune influence l'une sur l'autre. * Abréviation de l'*ortho*-rameau *composé*, p. 204.



Diagr. 1. *Turpinia ternata.*

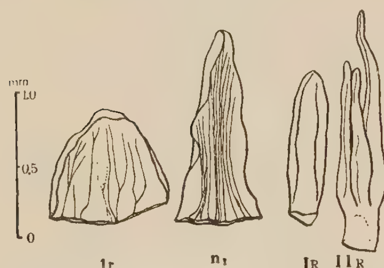
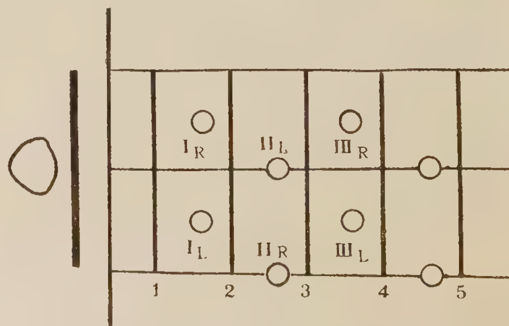


Fig. 2. *Turpinia ternata.* 1_r et n_r: membres de l'α-série. I_R et II_R: membres de la β-série. βI_R: feuille simple. $\beta_{II-\infty}$: feuilles trifeuilletées.

Observation 2. (diagr. 2)

Exemples : *Gardenia jasminoides*, *G. florida*, ⟨Com-O⟩.

Les *Gardenia* ont aussi les pousses construites par deux séries de feuilles, comme la *Tur-*



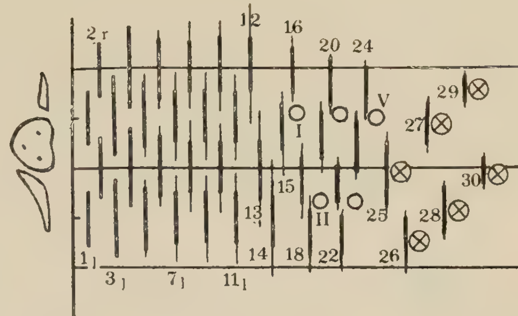
Diagr. 2. *Gardenia jasminoides.*

pinia. Les α-feuilles ont la forme de la calotte asymétrique, les espaces d'entre elles sont remplies par la substance de cire, et chacune d'elles se produit seule à un nœud (i.e. $\alpha(1)_{1-\infty}$*). Des feuilles *associées* par la croissance internodiale de la tige sont, par exemple, α_2, β_{I_R}, et β_{I_L}. * p. 194.

Observation 3. (diagr. 3, figs. 3, 4)

Exemples : *Carpinus carpinoides, C. coreana, C. erosa, C. laxiflora, C. Tschonoskii*, ⟨Com-O⟩.

On peut y distinguer aussi deux séries de feuilles ; des feuilles de l'α-série se forment microphylles dont les nerfs également étroits coulent en plusieurs lignes parallèles qui bifurquent dichotomiquement (fig. 4 ; 1–37), tandis que des feuilles de la β-série se forment macrophylles qui ont la grosse nervure médiane avec des nerfs latéraux (fig. 4 ; I). L'α-feuille se fait d'abord le corps plat qui n'est qu'un tissu méristématique, et des nerfs uniformes n'y apparaient que plus tard. La β-feuille se présent, au début, comme une perche. Puis, des nervures latéraux sortient de ce corps en perche, nervure médiane, et la mésophylle se forme à la fin entre eux. Des β-feuilles se développent entre des α-feuilles déjà mûres. L'α-phyllotaxis se change du système décussé au système orixate*, puis au système alterne ; c'est la route générale du changement de la phyllotaxis.



Diagr. 3. *Carpinus Tschonoskii.* ⊗: pousse axillaire embrassée par α-feuille, qui forme fleur femelle.

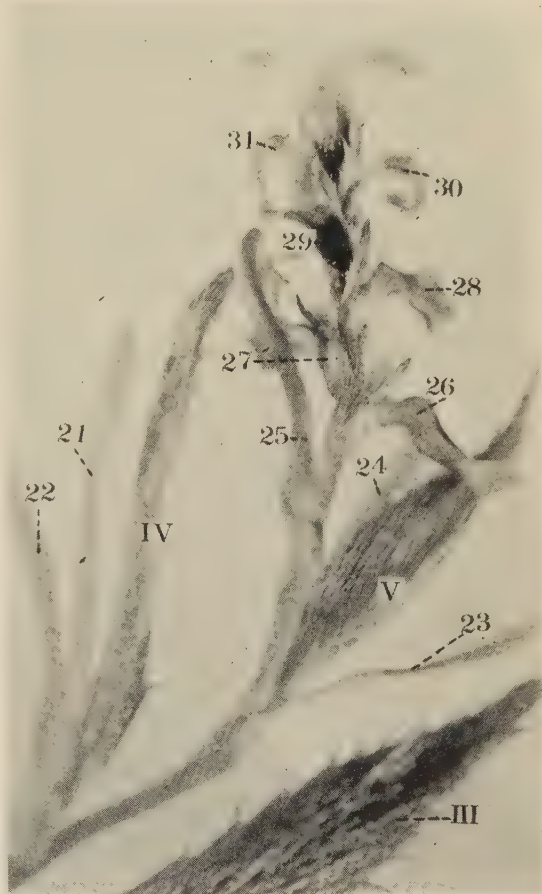


Fig. 3. *Carpinus Tschonoskii.* III, IV, et V: β-feuilles jeunes qui présentent la phase lamelleuse. 21, 22, ..., et 31: α-feuilles, α_{15-24} présentent la phase stipulaire, mais $\alpha_{25-\infty}$ la phase bractéolaire. 21, 22, et IV; 23, 24, et V: des 'feuilles *associées*'.

Des α-feuilles étant au système décussé (α_{15-24}) s'associent deux par deux avec chacune des β-feuilles (β_{I-V}), et des α-feuilles au système alterne ($\alpha_{25-\infty}$) ont, respectivement, des pousses axillaires reprodutives (fig. 3).

Les feuilles α_{15-24} et β_{I-V} se produisent aux niveaux différents sur la tige. Si α_{15} et α_{16} étaient des appendicules de β_I, elles se produiraient à un même niveau. * Maekawa (1948), et observ. 40, p. 181.

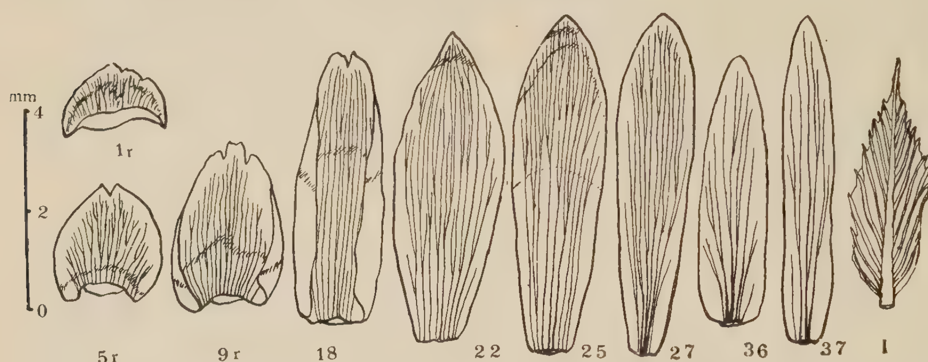


Fig. 4. *Carpinus Tschonoskii*. 1_r, 5_r, et 9_r: α-feuilles écailleuses. 18 et 22: α-feuilles stipulaires. 25, 27, et 36: α-feuilles bractéolaires, ayant les pousses axillaires reproductives. I: β-feuille lamelleuse primordiale.

Observation 4. (diagr. 4, fig. 5)

Exemple: *Zelkova serrata*, ⟨Com-O⟩.

Les feuilles α_6, α_7, α_8, et α_9 sont respectivement contiguës à α_{4l}, α_{4r}, α_{5r}, et α_{5l} par superposition, et en conséquence, α_6 et α_7, α_8 et α_9, ont l'apparence d'une paire de feuilles au système décussé. Mais, α_7 et α_8 sont une paire de stipules de β_I, et elles se font, de trois, feuilles *associées*.

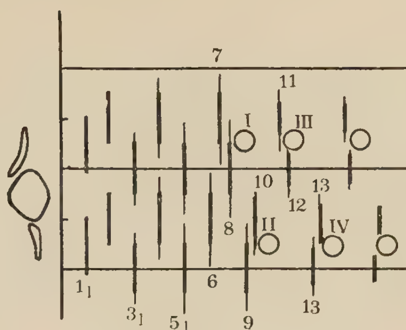


Fig. 5. *Zelkova serrata*. Jeune rameau qui vient de pousser; α-feuilles 6-15 sont au système orixate; la moitié inférieure de 11 est rapidement formée au début du printemps, la moitié supérieure mûre en est formée en dernier automne; β-feuilles I-IV, encore jeunes, ont les lames closes; les feuilles *associées* évidemment montrées à cette photographe par 9, 10, II, ou 11, 12, III.

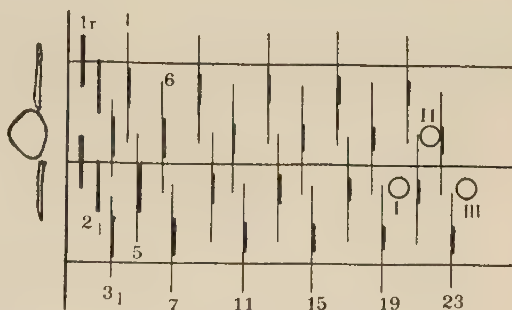
Observation 5. (diagr. 5)

Exemples: *Fagus crenata*, *F. japonica*, *F. sylvatica*, ⟨Com-O⟩.

La β-phyllotaxis présente un type unique, "*Fagus*-type" d'après Maekawa (1952, b). β_{I} est située à la divergence de 90° de β_{II}, et β_{II} à 270° de β_{III}, ces deux degrés de divergence sont alternativement répétés jusqu'à la fin de la β-série, et en outre, toutes les β-feuilles se produisent toujours à côté de la feuille-mère, ainsi que Henry (1846) et Troll (1939) le montrent. A part tel trait de la β-phyllotaxis, le mode de développement du rameau est même que la *Carpinus* ou la *Zelkova*.



Diagr. 4. *Zelkova serrata.*

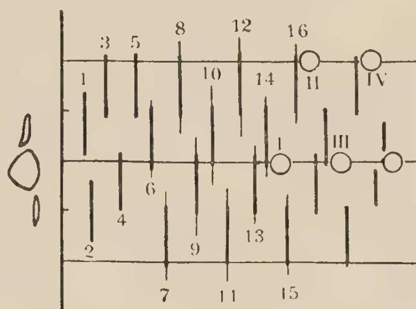


Diagr. 5. *Fagus crenata.*

Observation 6. (diagr. 6)

Exemple : *Hemiptelea Davidii*, ⟨Com-O⟩.

Le mode de l'organogénèse du rameau est essentiellement même que celui de la *Zelkova*, cependant l'α-phyllotaxis commence par le système orixate, sans montrer le système décussé.



Diagr. 6. *Hemiptelea Davidii.*

Observation 7. (diagr. 7)

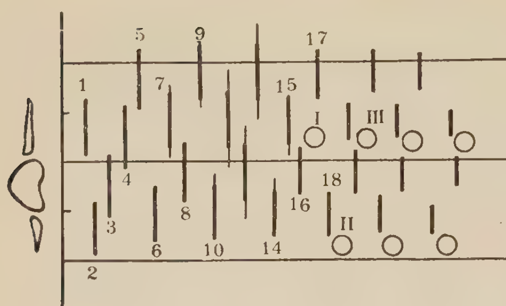
Exemple : *Ostrya japonica*, ⟨Com-O⟩.

La disposition de α_{1-5} est si flexible que l'on n'y voit aucun système défini. Par conséquant, celle qui est montrée par le diagr. 7 n'est qu'un des exemples différents. Excepté cette flexibilité de la phyllotaxis, son mode du développement n'est pas différent de la *Zelkova*.

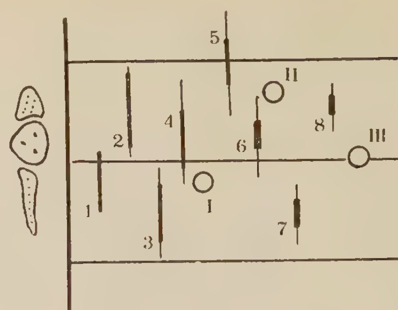
Observation 8. (diagr. 8, fig. 6)

Exemple : *Corylus Sieboldiana*, ⟨Com-O⟩.

L'α-phyllotaxis est au système orixate déformé, la β-phyllotaxis est au



Diagr. 7. *Ostrya japonica.*



Diagr. 8. *Corylus Sieboldiana.*

système alterne, et les feuilles α_3, α_4, et β_I forment le premier groupe de feuilles *associées* chez ce rameau. Toutes les β-feuilles ont les mêmes formes, tandis que des α-feuilles font voir quelques différences. A les voir successivement de la feuille vieille à la feuille jeune, des nerfs parallèles en diminuent le nombre, la nervure médiane se montre plus distinctement, et la largeur de la base touchante à la tige devient plus petite.

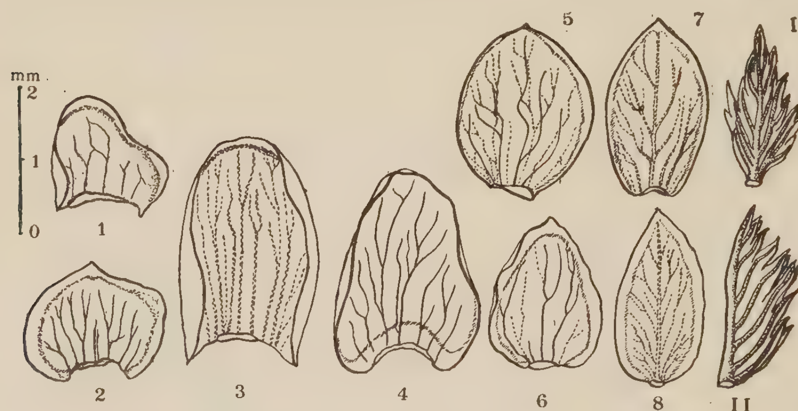


Fig. 6. *Corylus Sieboldiana.* 1 et 2: α-feuilles écailleuses. 3-8: α-feuilles stipulaires. I et II: β-feuilles lamelleuses primordiales.

Observation 9. (diagr. 9)

Exemples: *Alnus firma, A. pendula,* ⟨Com-O⟩.

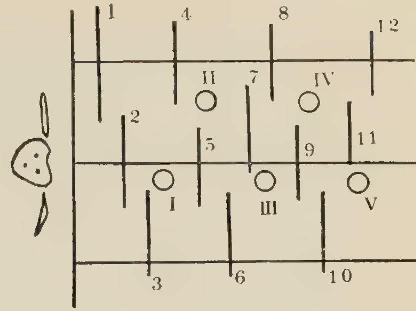
L'α-phyllotaxis se change du système alterne 1/3 (α_{1-6}) au système orixate ($\alpha_{7-\infty}$), cependant si l'on n'observe que les feuilles $\alpha_4\alpha_2\alpha_5\alpha_3$ ou $\alpha_4\alpha_7\alpha_5\alpha_6$, on dirait que ces quatre feuilles montrent le cycle orixate, et que α_{2-5} présentent le cycle dextrorsum, α_{4-7} le cycle sinistrorsum. L'α-phyllotaxis est ainsi compliquée, et de plus, toutes les α-feuilles excepté une prophylle, α_1, s'associent avec des β-feuilles (par exemple, α_2, α_3, et β_I). Mais l'α-feuille ne se produit pas au nœud de la β-feuille, et l'α-série se développe indépendamment de la

β-série.

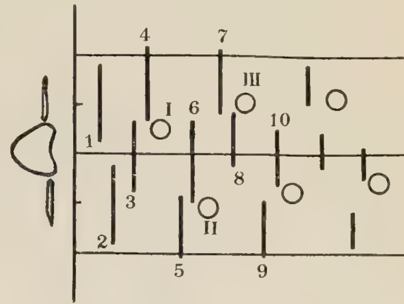
Observation 10. (diagr. 10)

Exemples : *Betula corylifolia*, *B. dahurica*, *B. Maximowicziana*, ⟨Com-O⟩.

Ces rameaux ne sont guère différents de ceux de l'observation 9. Seulement, des α-feuilles ne se font feuilles *associées* avec β-feuilles qu'à partir de α_3. La pousse observée à l'automne, encore toute jeune, est construite absolument par des α-feuilles. Mais, en hiver, on peut y trouver quelques β-éléments primordiaux parmis des α-éléments assez mûris, et quand elle s'ouvrit au printemps, de jeunes primordia de β-feuilles se produisent au sommet de la tige, avec des primordia des α-feuilles aussi jeunes qu'eux-mêmes. Ainsi, chez jeune rameau, la β-feuille se produit plus tard que l'α-feuille, mais chez vieux rameau elles se produisent ensemble. On peut le dire aussi sur des exemples des observations 1–28.



Diagr. 9. *Alnus firma.*

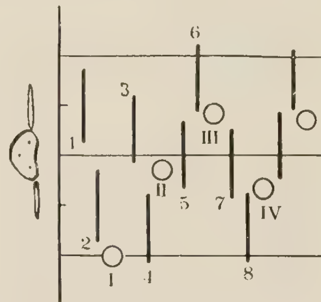


Diagr. 10. *Betula dahurica.*

Observation 11. (diagr. 11)

Exemples : *Alnus Mayri* var. *glabrescens*, *A. Fauriei*, *A. Matsumurae*, ⟨Com-O⟩.

Toutes les α-feuilles sont à la phase stipulaire sans passer la phase écailleuse, et toutes les β-feuilles sont à la phase lamelleuse. Les systèmes de leurs phyllotaxis sont plus compliqués que des exemples précédents, mais ne sont pas différents essenciellement.

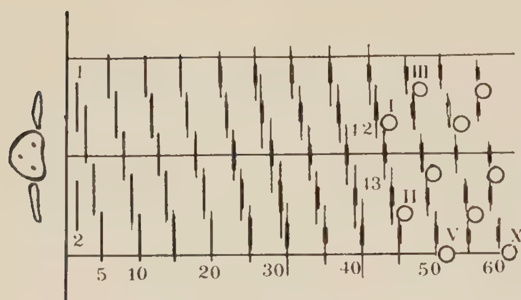


Diagr. 11. *Alnus Fauriei.*

Observation 12. (diagr. 12, fig. 7)

Exemples : *Cyclobalanopsis acuta*, *C. paucidentata*, *C. myrsinaefolia*, *Lithocarpus glabra*, *Quercus acutissima*, *Q. crispula*, *Q. dentata*, *Q. incana*, *Q. phillyraeoides*, *Q. serrata*, ⟨Com-O⟩.

Des α-feuilles ou à la phase écailleuse ou à la phase stipulaire maintiennent tourjours la phyllotaxis alterne 1/5, autrement dit, toutes les α-feuilles sont à la disposition de chevauchement, se produisant aux nœuds différents. Par



Diagr. 12. *Cyclobalanopsis myrsinaefolia.*

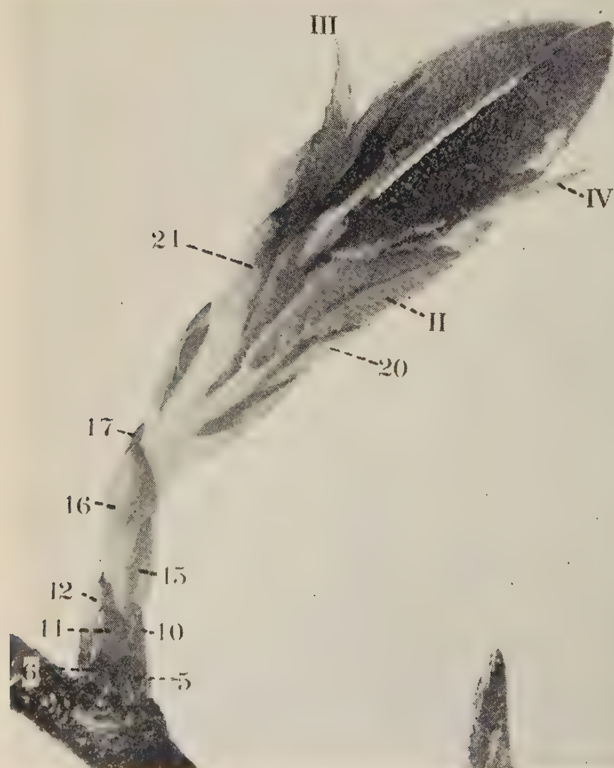


Fig. 7. *Quercus phillyraeoides.* Les feuilles écailleuses s'initient aux niveaux différents sur la tige (α-feuilles: 5, 6, 10, 11, 12, 15, 16, 17), tandis que les feuilles stipulaires (α_{20}, α_{21}) et la feuille lamelleuse (β_{II}) sont aux niveaux presque touchants, et ils se font des feuilles *associées*.

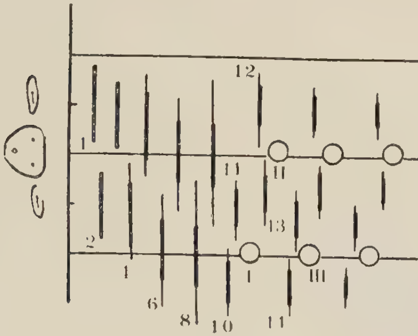
conséquent elles sont feuilles élémentaires chacune, si deux α-feuilles s'associent avec une β-feuille et si ces feuilles *associées* ont été regardées comme une feuille ayant des stipules. La phyllotaxis est ainsi différente de la *Carpinus* ou de la *Castanea*, mais la transition de forme des α-feuilles va de manière bien ressemblante (figs. 4, et 9).

Observation 13. (diagr. 13)

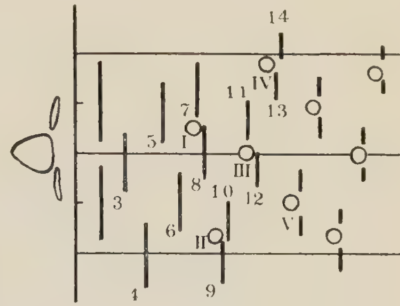
Exemple: *Stephanandra incisa*, ⟨Com-M⟩*.

L'α-phyllotaxis se change du système alterne (α_{1-9}) au système orixate ($\alpha_{10-\infty}$). Des α-feuilles excepté α_{1-9} et toutes les β-feuilles se développent d'une même manière que la *Carpinus*. Mais, des feuilles écailleuses en font un cycle de deux tandis que des feuilles stipulaires en font un cycle de quatre, par conséquant, d'après la phyllotaxis, on ne peut dire qu'elles sont α-éléments. Cependant, toutes les feuilles sont initiées aux nœuds différents, et en outre, des feuilles écailleuses sont conformes aux feuilles stipulaires et elles présentent ensemble une suite de la transition de forme. D'autre part, la feuille lamelleuse se produit d'une manière toute différente de feuille écailleuse ou de feuille stipulaire. Alors, on peut considérer que les feuilles écailleuses et les feuilles stipulaires sont de

l'α-série et les feuilles lamelleuses se font la β-série. * Abréviation du *meta-rameau composé*, p. 204.



Diagr. 13. *Stephanandra incisa.*

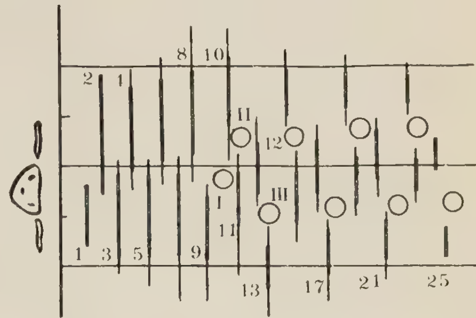


Diagr. 14. *Firmiana platanifolia.*

Observation 14. (diagr. 14)

Exemple : *Firmiana platanifolia*, ⟨Com-M⟩.

La différence de niveau de nœud est bien apperçue entre α_7 et α_8, ou entre α_9 et α_{10}, mais il est difficile de la trouver entre α_{15} et α_{16}, ou entre α_{17} et α_{18}. Ces feuilles-là qui sont produites aux niveaux supérieurs montrent moin de vitalité.

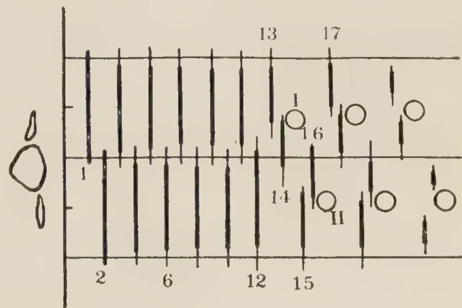


Diagr. 15. *Ulmus Davidiana.*

Observation 15. (diagr. 15)

Exemples : *Ulmus Davidiana, U. parvifolia*, ⟨Com-M⟩.

Si, dans le rameau mûre, une paire de feuilles stipulaires paraient correspondre à une feuille écailleuse, chacune des stipules correspond à une feuille écailleuse (une α-feuille) au point de vue de la phyllotaxis. Des stipules, 8–11, montrent la même phyllotaxis que des écailles, 1–7, et ce n'est que l'effet du raccourcissement des intervalles entre elles que des stipules après 12 présentent une phyllotaxis différente.



Diagr. 16. *Castanopsis cuspidata.*

Observation 16. (diagr. 16)

Exemple : *Castanopsis cuspidata*, ⟨Com-M⟩.

L'α-phyllotaxis se change plus brusquement que celle de la *Ulmus*, elle

se passe du système alterne 1/2 au système orixate à l'occasion où α_{14} se produit non pas au point assomptif, main au point plus proche de α_{13}. C'est le moment où apparait β_{I}.

Observation 17. (diagr. 17, fig. 8)

Exemples : *Aphananthe aspera, Celtis sinensis* var. *japonica, C. Tournefortii,* ⟨Com-M⟩.

Chez jeune rameau observé au printemps, deux feuilles stipulaires sont situées par superposition d'une feuille écailleuse (fig. 8), autrement que la *Zelkova* chez laquelle une stipule est située par superposition d'une écaille (fig. 5). Si on l'observe en hiver, les écailles se disposent au système alterne 1/2, et les stipules étant contiguës par chevauchement deux par deux s'arrangent tourjours au système orixate. Mais, malgré le changement de la phyllotaxis, elles, feuilles écailleuses et stipulaires, sont considérées comme une suite de feuilles qui constituent l'α-série, parce qu'elles montrent les

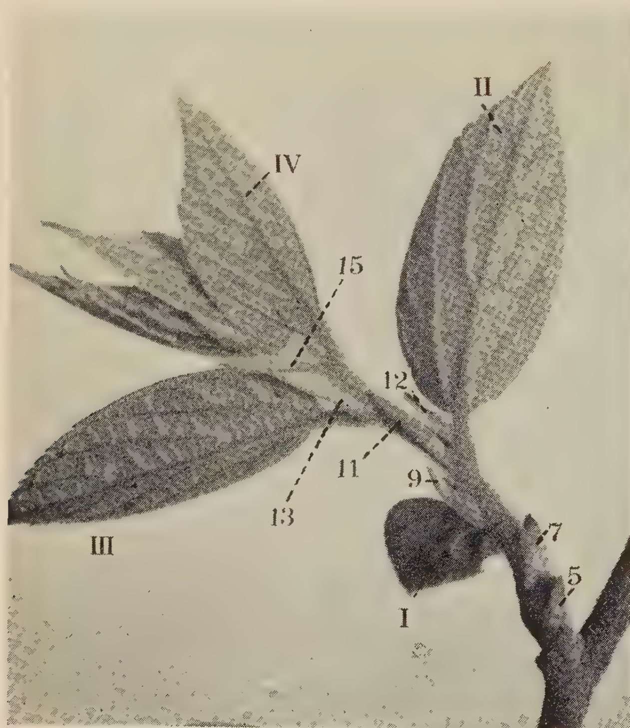
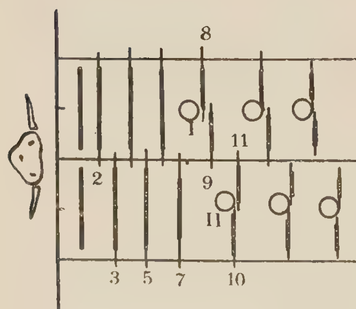
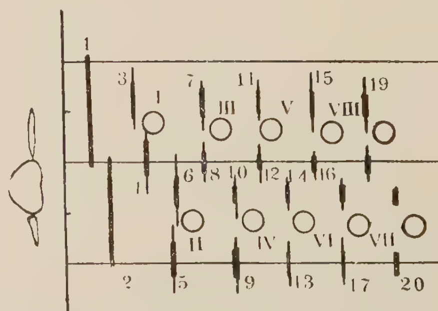


Fig. 8. *Celtis sinensis* var. *japonica.*



Diagr. 17. *Aphananthe aspera.*



Diagr. 18. *Castanea crenata.*

mêmes manières morphogéniques et que des stipules prennent le système orixate.

Observation 18. (diagr. 18, fig. 9)

Exemples : *Castanea crenata, Tilia europaea, T. glabra*, ⟨Com-M⟩.

L'α-série, qui consiste en feuilles écailleuses rares et en feuilles stipulaires, continuent la transition de forme jusqu'à la fin du développement du rameau, tandis que les β-feuilles ne la montrent jamais (fig. 9) ; ce qui prouve l'indépendance de α- et de β-série. D'après Troll (1939), la différence de forme d'une paire de stipules (α_{15} et α_{16}) est considérée comme "die von Dorsiventralität der Sprossachse induzierte Blattasymmetrie", mais sans doute, cette différence est expliquée par la transition de forme des α-feuilles.

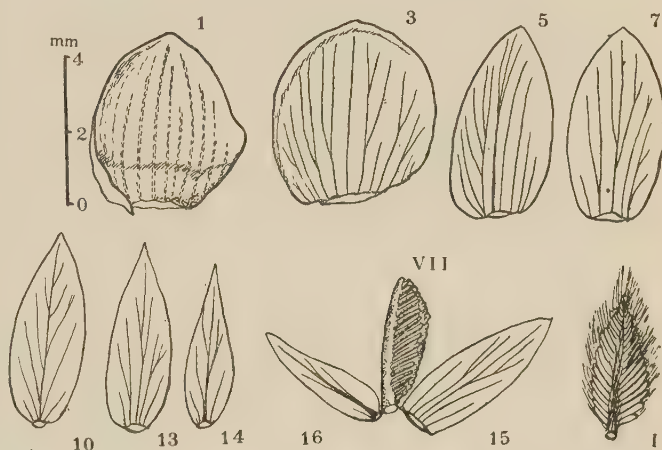
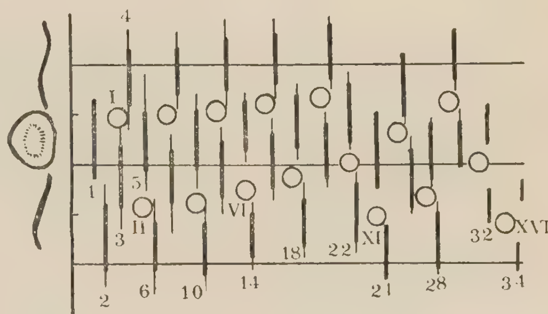


Fig. 9. *Castanea crenata*. 1: feuille écailleuse. 3, 5, 7, ..., 16: feuilles stipulaires. I et VII: feuilles lamelleuses jeunes.

Observation 19. (diagr. 19)

Exemple : *Ficus Carica*, ⟨Com-M⟩.

L'α-phyllotaxis est d'abord au système orixate, mais elle devient de plus en plus compliqués, à musure que la β-phyllotaxis se change du système alterne 1/2 à celui de 2/5. l'α- et la β-feuille sont initiées aux nœuds différents, cependant leurs phyllotaxis se montrent données l'influence l'une de l'autre. α_3, α_4, et β_I sont les premières feuilles *associées*.



Diagr. 19. *Ficus Carica*.

Observation 20. (diagr. 20, fig. 10)

Exemple : *Cercidiphyllum japonicum*, ⟨Com-M⟩.

Il n'est pas facile de distinguer deux séries de feuilles, parce que la phyllotaxis des α-feuilles se change plus d'une fois, en sorte que α_{1-4} se disposent

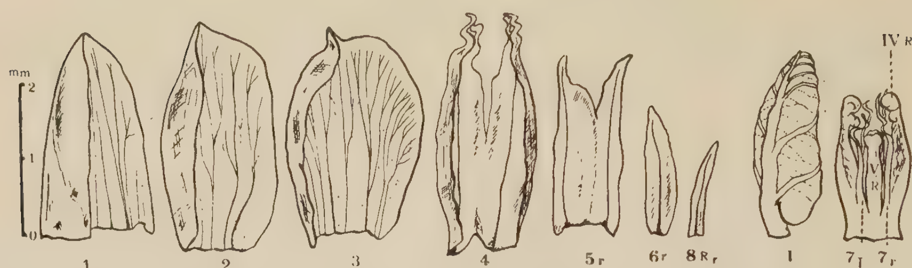
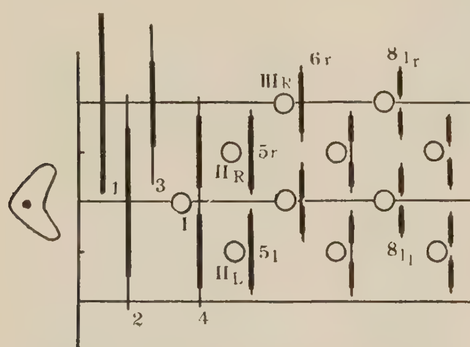


Fig. 10. *Cercidiphyllum japonicum*. 1, 2, et 3: feuilles écailleuses. 4, 5_r, 6_r, 7_l, 7_r, et 8_{R_r}: feuilles stipulaires. I et IV_R; feuilles lamelleuses primordiales.

au système alterne 1/2, α_{5-6} au système décussé, et des feuilles après α_6 produites quatre par un nœud se disposent au système verticillé. Mais β_I se produit indépendamment entre α_3 et α_4, et toutes les β-éléments se forment des macrophylles. Les α-feuilles aux niveaux supérieurs ne grandissent pas, tombent avant que le rameau se mûrisse. α_4 s'associe avec β_I, α_{5-r} α_{5-l} s'associent avec β_{II-R} β_{II-L}, et α_{8-R_r} α_{8-R_l} α_{8-L_r} α_{8-Ll} avec β_{V-R} β_{V-L}.



Diagr. 20. *Cercidiphyllum japonicum*.



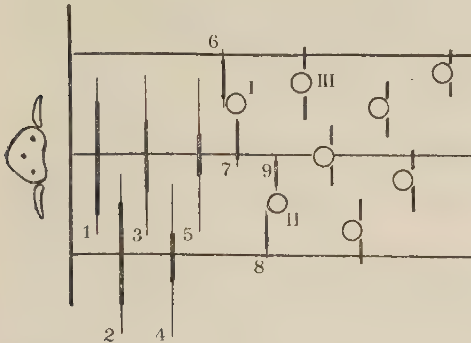
Fig. 11. *Populus italica*. 1, 2, 3, et 4: α-feuilles écailleuses. 6, 7, 8, 12, et 13: α-feuilles stipulaires. II et V: β-feuilles lemelleuses.

Observation 21. (diagr. 21, fig. 11)

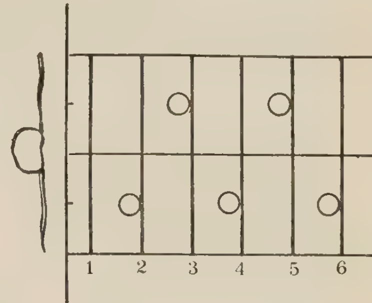
Exemples: *Populus Davidiana*, *P. italica*, *P. Simonii*, *P. Sieboldi*, ⟨Com-M⟩.

α_6, α_7, β_I se produisent chacune aux nœuds évidemment différents, comme α_8, α_9, β_{II}. Mais, deux α-feuilles et une β-feuille produites aux niveaux supérieurs apparaient qu'elles soient initiées au même nœud, et qu'elles se touchent par la base. Les α-feuilles se distinguent des β-feuilles parce qu'elles seules

montrent la transition de forme. La différence de forme entre deux feuilles sitpulaires asymmétriques (fig. 11; 12, 13) est tirée de l'α-transition, ainsi que la *Castanea*.



Diagr. 21. *Populus italica.*



Diagr. 22. *Magnolia gracilis.*

Observation 22. (diagr. 22)

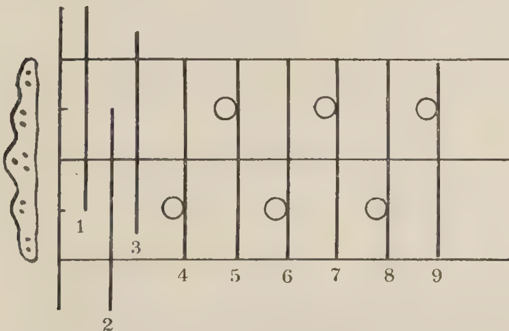
Exemples: *Magnolia gracilis, M. tripetala, M. umbrella, Reynoutria japonica, Rumex alismaefolius,* ⟨Com-P⟩*.

Chez ces végétaux, la lame et la stipule se combinent, se joindent par la base, par conséquant, on ne peut les traiter comme des rameaux homogènes à tous montrés jusqu'ici. Cependant, la lame et la stipule ont des manières d'ontogénie toutes différentes l'une de l'autre, de même que tous les exemples précédants. L'élément qui peut être considéré comme α-feuilles enveloppe la tige entièrement sans montrer aucune fente ou aucun signe de jointement, jusqu'à ce qu'il se déchire en deux au moment de décloser. * Abréviation du *pseudo*-rameau *composé*, p. 204.

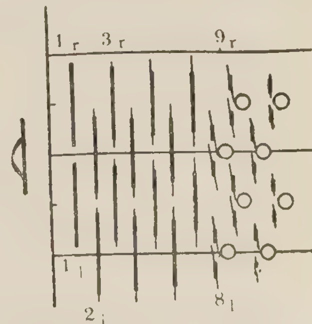
Observation 23. (diagr. 23)

Exemple: *Platanus orientalis,* ⟨Com-P⟩.

Les feuilles écailleuses, α_{1-3}, enveloppent la tige, en juxtaposant les marges sur elles-mêmes, de manière qu'elles se montrent disposées au système alterne 1/2.



Diagr. 23. *Platanus orientalis.*

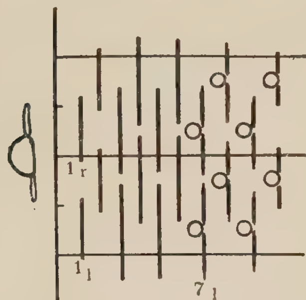


Diagr. 24. *Sambucus Sieboldiana.*

Observation 24. (diagr. 24)

Exemple : *Sambucus Sieboldiana*, ⟨Com-P⟩.

On ne peut pas encore décider si les feuilles écailleuse α_{1-8} sont homologues aux feuilles lamelleuses ayant deux stipules $\alpha_{9-\infty}$. Cependant, les parties de stipules croissent plus tôt que celle de lame au cours de morphogénèse foliaire de même que la *Betula* (observation 10).



Diagr. 25. *Rhodotypos scandens.*

Observation 25. (diagr. 25)

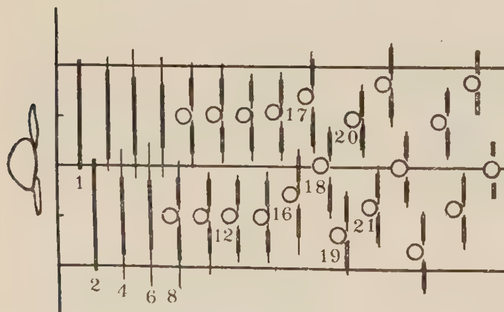
Exemple : *Rhodotypos scandens*, ⟨Com-P⟩.

Les feuilles écailleuses et les feuilles peut-être *associées* sont toujours au système alterne 1/2. Autrement dit, la lame et deux stipules sont situées par superposition de l'écaille, deux stipules initiées au même nœud se posent à côté externe de la lame.

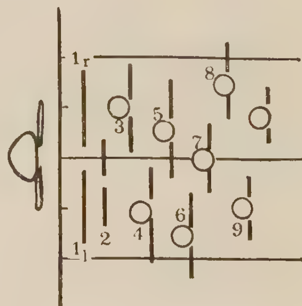
Observation 26. (diagr. 26)

Exemples : *Broussonetia Kazinoki*, *B. papyrifera*, ⟨Com-P⟩.

Ces rameaux ressemblent à celui de *Ficus Carica*. Mais, autrement que la disposition des α-feuilles de *Ficus Carica*, une paire de stipules ne montrent pas la contiguïté avec chevauchement, se produisant au même nœud à côté interne de la lame. En outre, les stipules, α-feuilles, se peut combiner avec la lame, β-feuille, par la base.



Diagr. 26. *Broussonetia Kazinoki.*



Diagr. 27. *Ficus erecta.*

Observation 27. (diagr. 27)

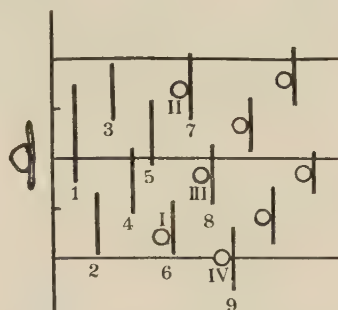
Exemple : *Ficus erecta*, ⟨Com-P⟩.

On ne voit, par la méthode organographique, si la lame et la stipule viennent d'un même primordium ou de deux primordia différents.

Observation 28. (diagr. 28)

Exemple : *Cudrania tricuspidata*, ⟨Com-P⟩.

Une α-feuille stipulaire et une β-feuille lamelleuse se développent toujours comme des feuilles *associées*, par conséquant, l'α-phyllotaxis et la β-phyllotaxis prennent toujours un même système. Il est possible qu'une stipule et une lame se joingnent par la base.

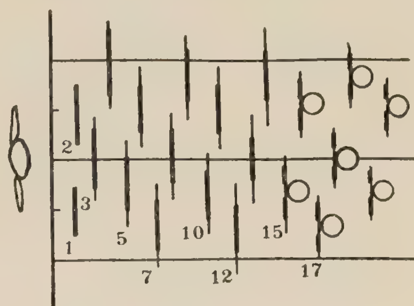


Diagr. 28. *Cudrania tricuspidata.*

Observation 29. (diagr. 29)

Exemples : *Amelanchier asiatica*, *Lithocarpus edulis*, *Stachyurus praecox*, ⟨Com-P⟩.

Si une paire de stipules sont indépendamment produites aux niveaux différents, et si une écaille peut être regardée comme deux α-éléments réunies, ces rameaux doient être homologues aux exemples de l'observ. 12.

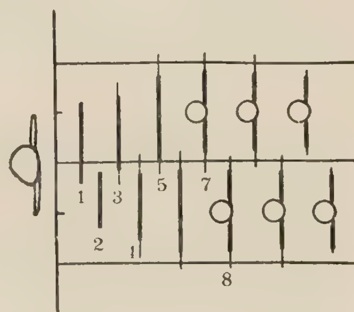


Diagr. 29. *Lithocarpus edulis.*

Observation 30. (diagr. 30)

Exemples : *Kerria japonica*, *Lespedeza Buergeri*, ⟨Sim-P⟩*.

Les rameaux cités aux observs. 1–21 montrent des primordia de feuilles qui peuvent être divisés en deux séries indépendantes, et les exemples des observs. 22–29 font voir deux séries de feuilles qui sont aussi indépendantes, mais qui se donnent quelque influence l'une sur l'autre. Or, les végétaux cités ici ne produisent qu'une série de primordia. Mais, chez eux, le primordium de feuille lamelleuse, encore très jeune, se différencie en lame et en stipules, et la différence de manière ontogénique entre la lame et les stipules ressemble bien à celle d'entre deux série de feuilles des rameaux précédents. * Abréviation du *pseudo*-rameau *simple*, p. 204.



Diagr. 30. *Lespedeza Buergeri.*

Observation 31. (diagr. 31, fig. 12)

Exemple : *Morus bombycis*, ⟨Sim-P⟩.

Il y se trouve aussi le primordium de feuille lamelleuse qui se différencie en lame et en stipules, et la lame et les stipules montrent des manières onto-

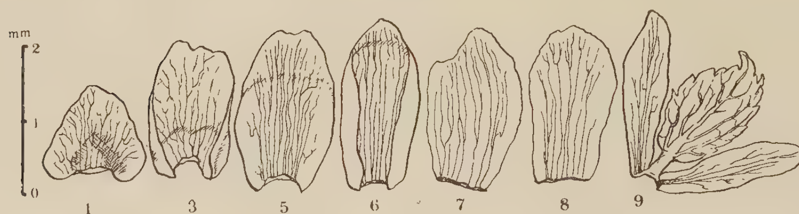
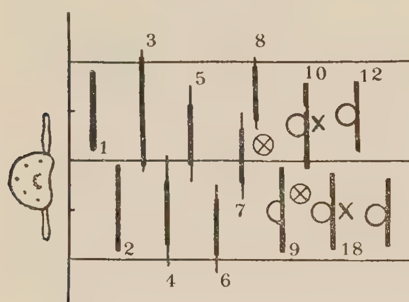


Fig. 12. *Morus bombycis.* 1, 3, ..., et 8: feuilles écailleuses. 9: feuille lamelleuse ayant deux stipules.

géniques différentes, ainsi que Cross (1936, 1937) l'a prouvé par son rapport anatomique. $\alpha_{9-\infty}$ sont feuilles lamelleuses, feuilles *combinées* de deux sortes d'éléments. α_{1-8} sont feuilles élémentaires. Le rameau qui a des fleurs mâles (⊗) et des fleurs femelles (×) montre la phyllotaxis telle que diagr. 31, mais celui qui n'a pas de pousse reproductive fait voir toujours la phyllotaxis alterne 1/2.

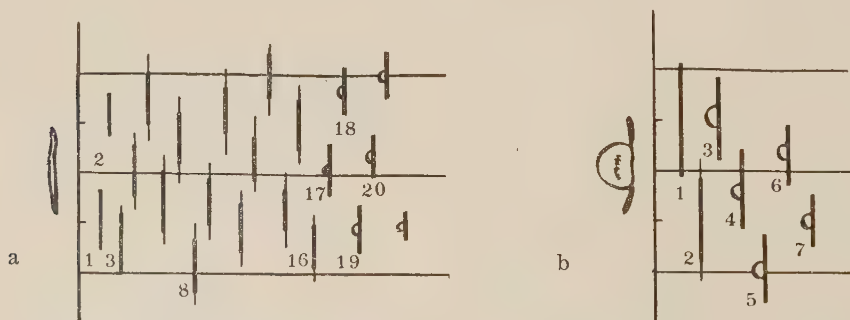


Diagr. 31. *Morus bombycis.*

Observation 32. (diagr. 32)

Exemples: *Lespedeza Davidi*, *Wistaria floribunda*, ⟨Sim-P⟩.

Des pousses de ces espèces ne sont pas égaux dans le train de la transition de forme de feuille. Chez quelques pousses, beaucoup de feuilles transmettent la forme peu à peu depuis la prophylle jusqu'à la feuille lamelleuse, mais chez quelques autres, peu de feuilles transmettent la forme très remarquablement. Les exemples de deux extrèmes en sont inscrits au diagr. 32 (a, b).



Diagr. 32. *Lespedeza Davidi.* a: la pousse au niveau inférieur. b: la pousse au niveau supérieur.

Observation 33. (diagr. 33, fig. 13)

Exemple: *Prunus yedoensis*, ⟨Sim-P⟩.

Les feuilles écailleuses 1–12 sont peut-être provenues de l'origine phylo-

génique de l'α-élément. La feuille treizième a une partie élevée, peut-être provenue de l'origine phylogénique de β-élément. Chez la quatorzième, la β-partie croit en grand (fig. 13; 14), et chez quinzième la partie de β-élément se fait une lame et d'autres parties se font des stipules (fig. 13 ; 15). Ainsi, la β-partie apparait plus tôt chez feuille supérieure, et plus tôt elle est initiée plus elle grandit, et au dernier degré elle se réalise la lame. La lame et les stipules se séparent plus tôt au niveau supérieur sur la tige, et les stipules qui semblent homologues à l'α-élément sont dégénérées à mesure que la lame homologue au β-élément s'agrandit. Telle feuille lamelleuse est regardée comme la feuille *combinée* au degré plus haut que des exemples précédents.

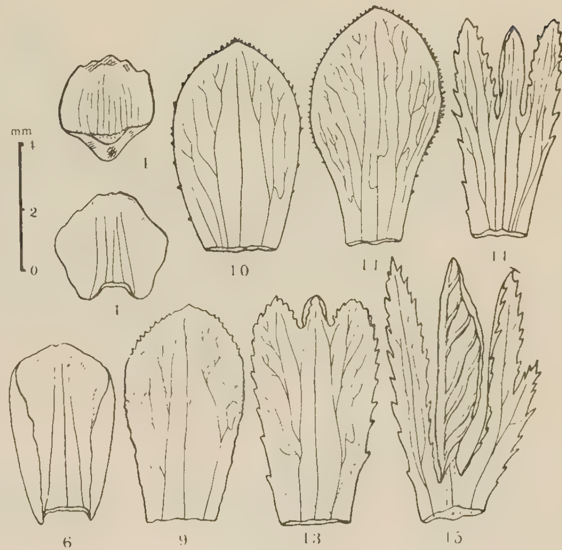
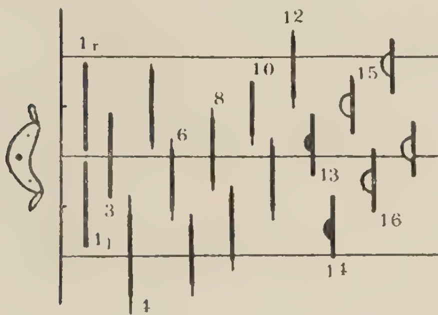
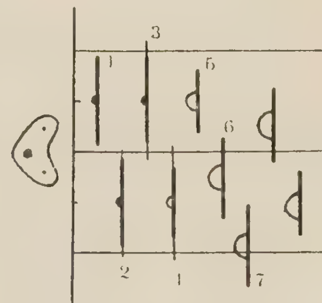


Fig. 13. *Prunus yedoensis.* 1, 4, 6, 9, 10, et 11: feuilles écailleuses. 13 et 14: feuilles qui ont les β-parties regardées comme les lames imparfaites. 15: feuille lamelleuse ayant des stipules.



Diagr. 33. *Prunus yedoensis.*



Diagr. 34. *Photinia glabra.*

Observation 34. (diagr. 34, fig. 14)

Exemple : *Photinia glabra*, ⟨Sim-P⟩.

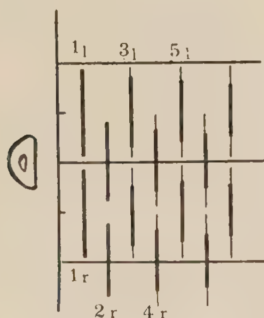
On n'y trouve pas de feuille écailleuse telle que *Prunus*, et toutes les feuilles peuvent être regardées comme feuilles *combinées* (fig. 14). La portion qui vaut l'α-élément a de la couleur rouge brillante.



Fig. 14. *Photinia glabra.* 1–5: feuilles qui ont les β-parties regardées comme les lames imparfaites. 6: feuille lamelleuse qui montre la forme de feuille modèle.

Observation 35. (diagr. 35)

Exemples: *Buckleya lanceolata, Euonymus japonica, Ligustrum japonicum, Lonicera gracilipes, Forsythia koreana,* ⟨Sim-O⟩*.



Diagr. 35. *Euonymus japonica.*

Des rameaux aux observs. 30–34 produisent des primordia qui sont d'une même série, mais montrent les manières compliquées comme s'ils étaient de deux séries différentes. Mais chez rameaux cités ici, tous les primordia sont des feuilles élémentaires, qui ont chacune une trace foliaire, montrent des manières d'ontogénique communes, et ressemblent essentiellement à l'α-feuille de la *Carpinus* ou de la *Corylus.* La différence de forme en vient de la différence de degré de croissance, et la phyllotaxis sont toujours au système décussé. * Abréviation de l'*ortho*-rameau *simple*, p. 204.

Observation 36. (diagr. 36, figs. 15, 16)

Exemples: *Aucuba japonica, Hydrangea macrophylla, Viburnum Awabuki,* ⟨Sim-O⟩.

La phyllotaxis n'est pas différente de l'observ. 35, mais chaque feuille a trois traces foliaires, par suit, elle se montre avoir de la caractère plus compliquée que la feuille qui n'a qu'une seule trace foliaire. D'après la théorie de Zimmermann, la feuille qui n'a qu'une seule trace foliaire est considérée comme la feuille élémentaire. Et la feuille qui en a plus d'une peut être regardée comme l'assemblage des feuilles élémentaires homogènes, autrement que la feuille *combinée* ou les feuilles *associées* citées jusqu'ici sont formées des éléments héterogènes.

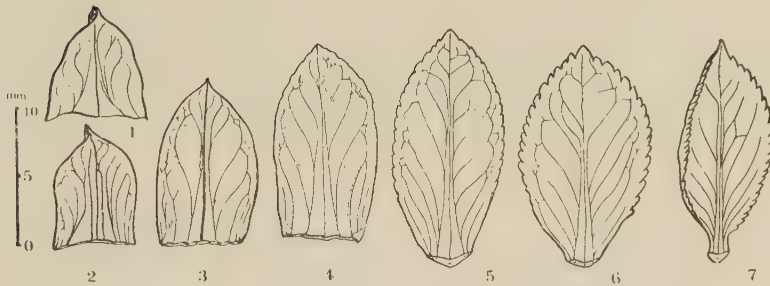
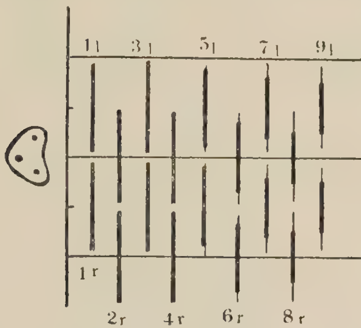


Fig. 15. *Hydrangea macrophylla.* 1, 2, 3 et 4: feuilles écailleuses mûres. 5, 6 et 7: feuilles lamelleuses jeunes n'ayant pas de stipule.



Diagr. 36. *Aucuba japonica.*



Fig. 16. *Viburnum odoratissimum.* 1 et 3: feuilles transitionnelles. 4: feuille lamelleuse n'ayant pas de stipule.

Observation 37. (diagr. 37, fig. 17)

Exemples : *Acer carpinifolium, A. formosum,* ⟨Sim-het⟩*, ou ⟨Sim-O⟩.

Les feuilles écailleuses α_{1-9}** qui se forment par les multiplications marginale et intercalaire (fig. 31 ; i, ii), et qui montrent la transition de forme au résultat de la différenciation des nerfs, paraient homologues à l'α-série de la *Corylus,* mais les feuilles lamelleuses $\alpha_{10-\infty}$ qui se forment par la multiplication terminale (fig. 31 ; iii), et qui ne font pas de la transition de forme se montrent homologues à la β-série. *A. formosum* montre plus nettment cette dif-

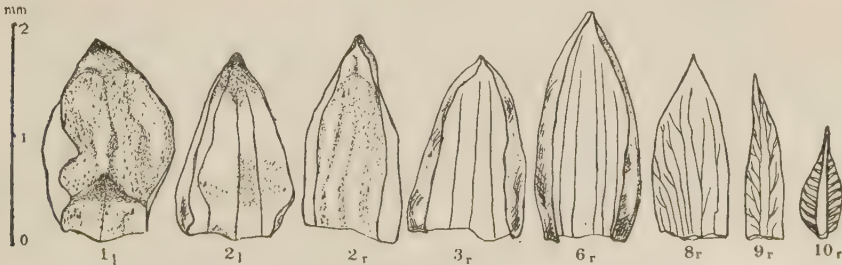
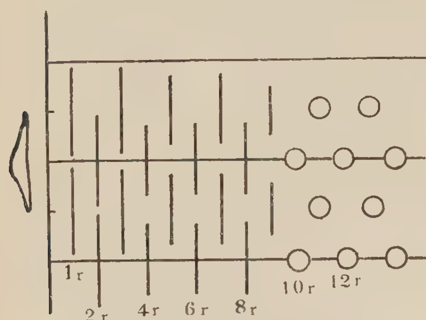
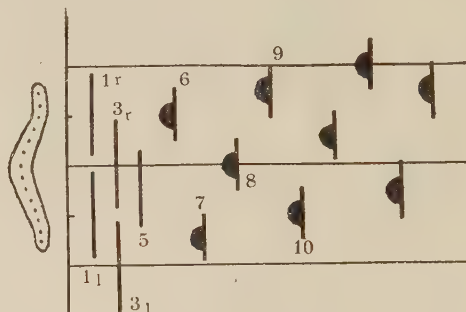


Fig. 17. *Acer carpinifolium.* 1_l, 2_l, 2_r, 3_r, 6_r, 8_r et 9_r: feuilles écailleuses. 10_r: feuille lamelleuse primordiale.

férence entre des feuilles écailleuses et des feuilles lamelleuses, parce qu'elle a si peu de feuilles écailleuses qui sont succédées par les feuilles lamelleuses. * Abréviation du rameau *simple* hétérogène, p. 204. ** les feuilles unisériées au point de vue de la phyllotaxis sont toutes marquées par le lettre α, si elles sont provenues des origines phylogéniques différentes.



Diagr. 37. *Acer carpinifolium.*



Diagr. 38. *Fatsia japonica.*

Observation 38. (diagr. 38, fig. 18)

Exemple : *Fatsia japonica*, ⟨Sim-O⟩*.

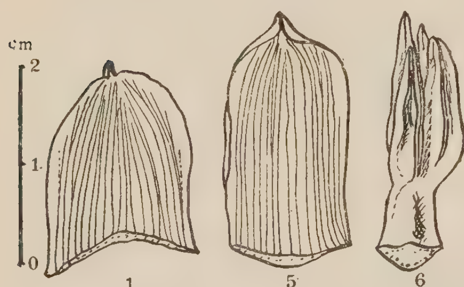
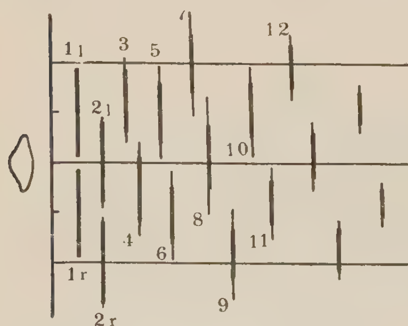
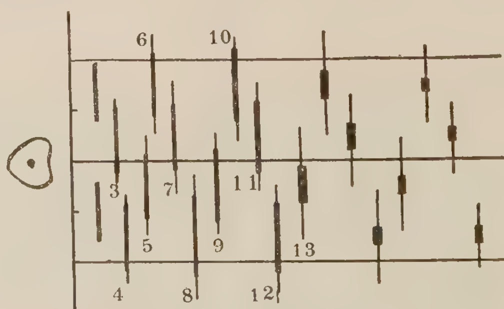


Fig. 18. *Fatsia japonica.* 1 et 5: feuilles écailleuses. 6: feuille lamelleuse.

Les feuilles écailleuses α_{1-5} sont des 'Unterblätter', et les feuilles lamelleuses $\alpha_{6-\infty}$ se font des 'Ober- und Unterblätter', et la forme de l'α_5 (fig. 18 ; 5) diffère évidemment de celle de l'α_6 (fig. 18 ; 6). Cependant, la partie inférieure de la feuille lamelleuse est homologue à la feuille écailleuse, et la lame et la pétiole paraient être des éléments foliaires différents de caractère. Depuis la formation de la feuille lamelleuse, la phyllotaxis se change du système décussé au système alterne 2/5. * Abréviation du *meta*-rameau *simple*, p. 204.



Diagr. 39. *Gale japonica.*



Diagr. 40. *Orixa japonica.*

Observation 39. (diagr. 39)

Exemple : *Gale japonica*, ⟨Sim-O⟩.

L'α-phyllotaxis se change du système décussé au système orixate déformé, puis, au système alterne 2/5. La première feuille alterne, α_3, s'initie à côté de la tige-mère (p. 196).

Observation 40. (diagr. 40)

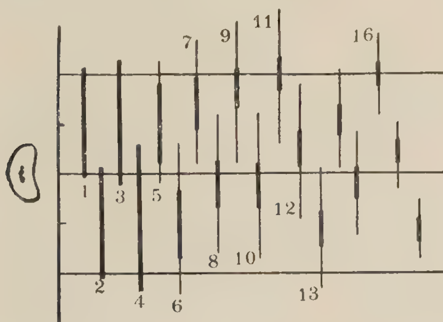
Exemple : *Orixa japonica*, ⟨Sim-O⟩.

Excépté prophylles, toutes les feuilles montrent la phyllotaxis comme alterne, en se disposant à la divergence de 90°, de 45°, de 90°, et puis, de 135°. Telle phyllotaxis est souvent présentée par le rameau ayant deux séries de feuilles, mais non pas par le rameau qui n'a qu'une série de feuilles si ce n'est la *Orixa* ou la *Lagerostroemia*. Maekawa (1948) la définit comme " Folia orixata ", en citant la *Orixa*.

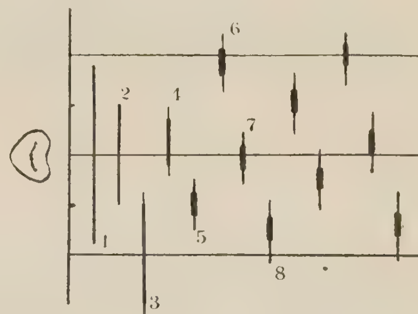
Observation 41. (diagr. 41)

Exemple : *Camellia japonica*, ⟨Sim-O⟩.

Les feuilles écailleuses sont homologues aux extrémités des feuilles lamelleuses, et toutes les feuilles ont chacune une trace foliaire. Peut-être, ont-elles la même caractère au fond.



Diagr. 41. *Camellia japonica*.



Diagr. 42. *Cornus controversa*.

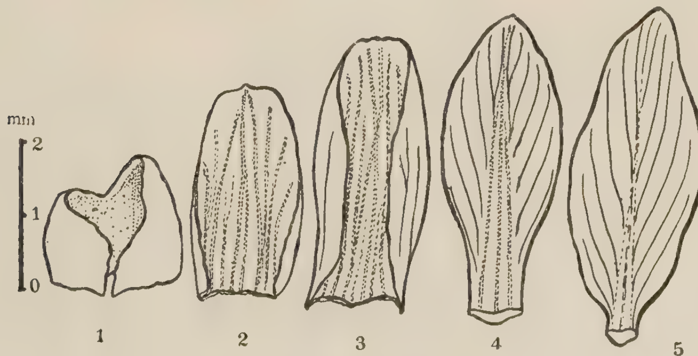


Fig. 19. *Cornus controversa*. 1-4: feuilles écailleuses. 5: feuille lamelleuse jeune.

Observation 42. (diagr. 42, fig. 19)

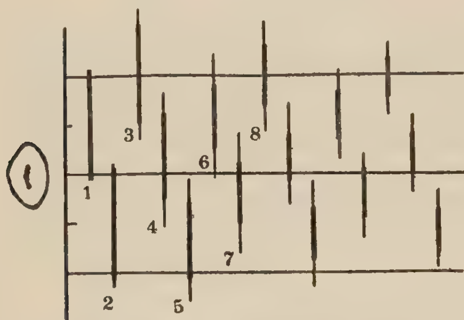
Exemple : *Cornus controversa*, ⟨Sim-O⟩.

α_1 et α_2 sont contiguëes par superposion. Telle disposition rare n'est pas interprétée d'après ' repulsion theory,' si la prophylle n'est pas l'assemblage des feuilles opposées.

Observation 43. (diagr. 43, fig. 20)

Exemples : *Daphne odora*, *Diospyros Kaki*, *Myrica rubra*, ⟨Sim-O⟩.

Ces rameaux produisent aussi une seule série des feuilles élémentaires homogènes, dont la différence de forme vient de la diversité de degré de croissance des feuilles écailleuses, qui doient devenir feuilles lamelleuses si des cellures au méristème à la base sont suffisamment multipliquées. α_3, α_5, et α_8 montrent le reflet de mutliplication intercalaire.



Diagr. 43. *Diospyros Kaki.*

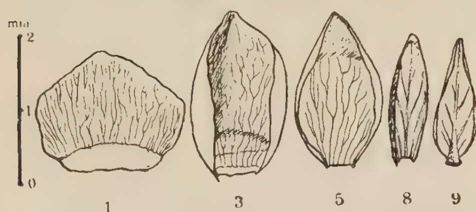


Fig. 20. *Diospyros Kaki.* 1-8: feuilles écailleuses. 9: feuille lamelleuse n'ayant pas de stipule.

Observation 44. (diagr. 44, fig. 21)

Exemples : *Fiwa japonica*, *F. longifolia*, *Trochodendron aralioides*, *T. longifolium*, ⟨Sim-O⟩.

Plus de trente feuilles depuis la prophylle transmettent la forme graduellement, et toutes les feuilles ont chacune une trace foliaire, par suite, sont de la même Classe* foliaire. * Maekawa (1952, b)

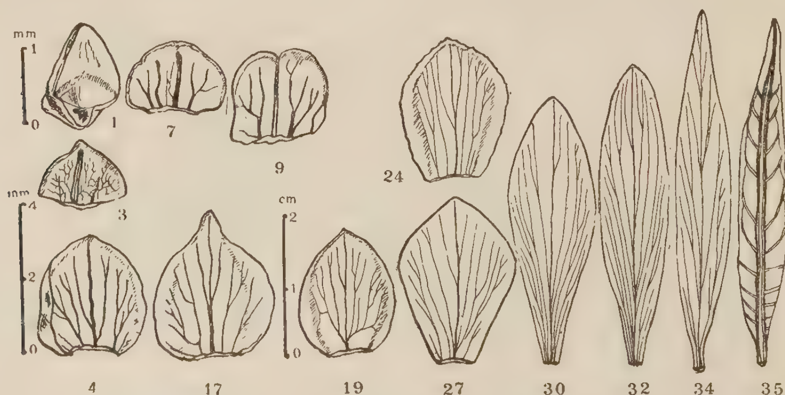
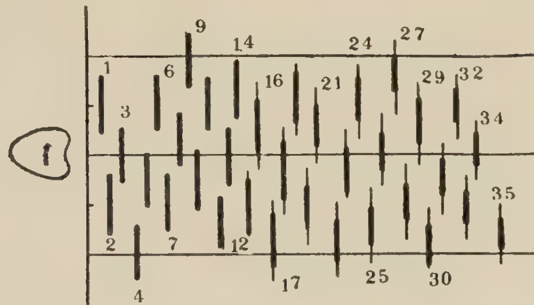


Fig. 21. *Fiwa longifolia.* 1-34: feuilles écailleuses. 35: feuille lamelleuse jeune.

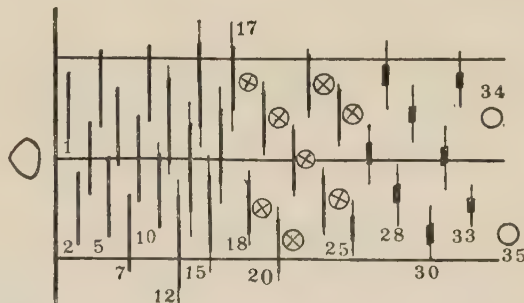
Observation 45. (diagr. 45, fig. 22)

Exemples : *Euptelea polyandra*, *Stauntonia hexaphylla*, 〈Sim-O〉, ou 〈Sim-het〉.

Les feuilles écailleuses α_{1-33} présentent évidemment la transition de forme unisériée, homologue à celle des α-feuilles de la *Carpinus*. α_{1-18} n'ont pas de nervure médiane, seulement elles ont plusieurs nerfs étroits qui courent parallèlement et qui bifurquent en état dichotomique, et elles ont le corp plat en éventail, embrassent la tige si largement que la cicatrice est marquée en longue ligne. α_{19-33} ont les nervures médianes, mais ne se font que des microphylles ainsi que α_{1-18}. $\alpha_{34-\infty}$ montrent la morphogénèse conforme à β-feuille de la *Carpinus*.



Diagr. 44. *Fiwa japonica*.



Diagr. 45 *Euptelea polyandra*. ⊗ ; pousse axillaire reproductive.

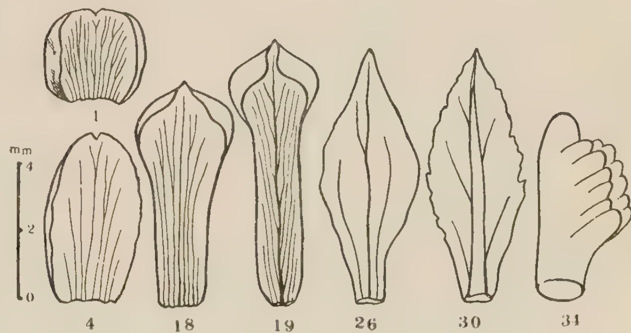
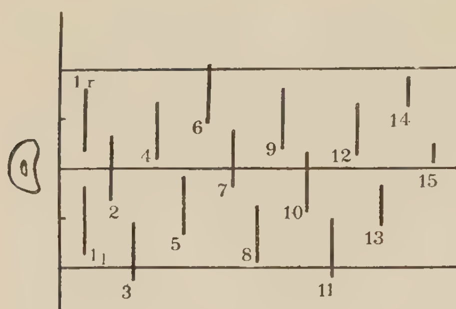


Fig. 22. *Euptelea polyandra*. 1-30: feuilles écailleuses. 34: primordium de feuille lamelleuse.

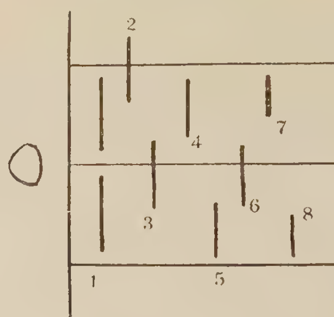
Observation 46. (diagr. 46)

Exemples : *Cinnamomum Camphora*, *Laurus nobilis*, *Neolitsea Sieboldii*, 〈Sim-O〉.

La transition de forme de feuille est homologue avec celle de la *Fiwa* (fig. 21), cependant se fait par moins de feuilles. Toutes sont des feuilles élémentaires, qui ont chacune une trace foliaire.



Diagr. 46. *Cinnamomum Camphora.*



Diagr. 47. *Ilex leucoclada.*

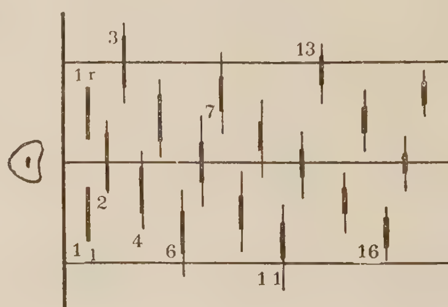
Observation 47. (diagr. 47, fig. 23)

Exemples : *Ilex leucoclada, Rhaphiolepis umbellata,* ⟨Sim-M⟩.

Les stipules peuvent être considérées comme les appendicules du pétiole, mais leur origine n'est pas encore phylogéniquement décidée. Probablement, la lame et les stipules ne proviennent pas des éléments différents.



Fig. 23. *Ilex leucoclada.* a: feuille primordiale ayant des parties qui doivent devenir stipules. b: feuille mûre.



Diagr. 48. *Pieris japonica.*

Observation 48. (diagr. 48)

Exemples : *Eubotryoides grayana, Pieris japonica, Rhododendron Faurier,* ⟨Sim-O⟩.

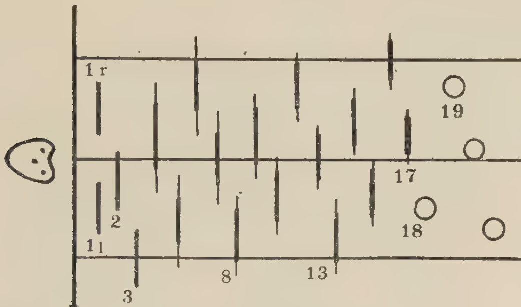
La morphogénèse foliaire sont semblable à celle de l' observ. 43 ou 46. La première feuille alterne α_2 est initiée à côté de la feuille-mère, autrement que *Gale* (diagr. 39).

Observation 49. (diagr. 49)

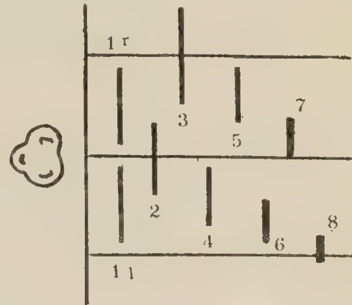
Exemples : *Daphniphyllum macropodum, Tripterygium Regelli,* ⟨Sim-O⟩, ou ⟨Sim-het⟩.

Toutes les feuilles se produisent l'une après l'autre au point végétatif du rameau, mais des feuilles après α_{17} sont peut-être d'autre sorte de feuilles

élémentaires. Parce que, au contraire que α_{1-17} montrent la transition de forme par la différence de la différenciation de nerfs, $\alpha_{18-\infty}$ sont des feuilles lamelleuses uniformes. Et, elles présentent une autre manière ontogénique que celle de α_{1-17}.



Diagr. 49. *Daphniphyllum macropodum.*



Diagr. 50. *Juglans Sieboldiana.*

Observation 50. (diagr. 50)

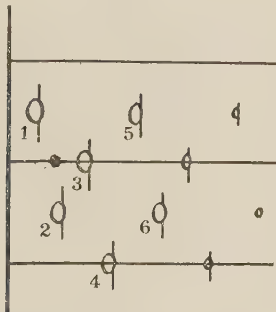
Exemples : *Juglans Sieboldiana, Platycarya strobilacea, Pterocarya rhoifolia,* ⟨Sim-O⟩.

Les feuilles écailleuses α_{1-5} sont des "Unterblätter", et les feuilles lamelleuses $\alpha_{6-\infty}$ ont, au lieu des stipules, les pétioles homologues aux feuilles écailleuses, avec les lames qui sont des "Oberblätter" et qui montrent la manière ontogénique toute différente de feuille écailleuse ou de la pétiole.

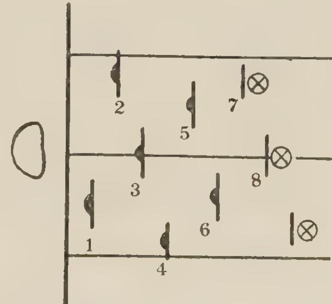
Observation 51. (diagr. 51)

Exemples : *Clethra barbinerris, Mallotus japonicus,* ⟨Sim-O⟩.

Le bourgeon est construit par les pétioles, sur lesquelles les lames se forment quand il se déclose au printemps. Aussi, toutes les feuilles se montrent feuilles lamelleuses.



Diagr. 51. *Mallotus japonicus.*



Diagr. 52. *Phytolacca esculenta.*

Observation 52. (diagr. 52)

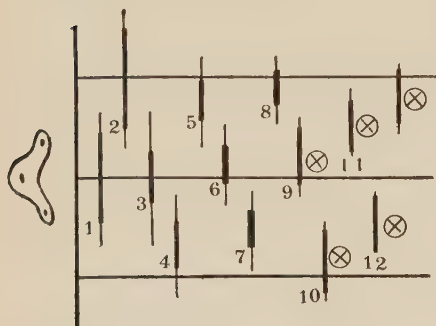
Exemple : *Phytolacca esculenta,* ⟨Sim-O⟩.

La pousse est construite par si peu de feuilles très jeunes, qui sont des feuilles

lamelleuses conformément aux exemples de l'observ. 51, et elle devient aussitôt le rameau mûre. Généralement, les dicotylédones herbacées n'ont que telle pousse nue.

Observation 53. (diagr. 53, fig. 24)

Exemple : *Chosenia bracteosa*, ⟨Sim-O⟩.



Diagr. 53. *Chosenia bracteosa.*

Des Salicaceae, citées aux observs. 53–58, ont des pousses plus ou moin différentes. La phyllotaxis et la forme de la prophylle y montrent le trait de chaque espèce, cependant, en tout cas, la transition de forme de feuille est causée par la différence de l'état de différenciation des nerfs, exécutée par peu de feuilles. La pousse de la *Chosenia* se montre non pas avoir de la stipule, mais consister en écailles mûres et en primordia de feuilles lamelleuses qui manquent de la stipule. A en examiner le point végétatif coupé par microtome, aucun primordium de feuille stipulaire n'y a été découverts, autrement que la plupart des *Salix* (Kimura ; correspondance privée). Et, pas une stipule n'est découverte jusqu'à la fin du développement du rameau.

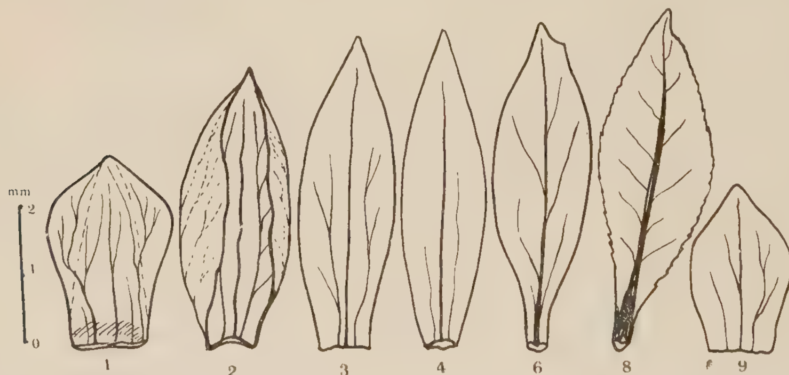


Fig. 24. *Chosenia bracteosa.* 1: prophylle. 2–6: écailles. 8: feuille lamelleuse jeune. 9: bractéole qui embrasse la pousse axillaire florale.

Observation 54. (diagr. 54, fig. 25)

Exemple : *Toisochosenia kamikotica*, ⟨Com-hom⟩, ou ⟨Sim-M⟩.

On ne voit pas de stipule chez bourgeon ou rameau jeune. Cependant, chez rameau mûre, il se trouve aux niveaux supérieurs les stipules qui ne paraient pas accessoires de la lame, mais immédiatement produites à la tige. Par suite, la *Toisochosenia* peut être considérées comme le rameau ayant deux séries de feuilles.

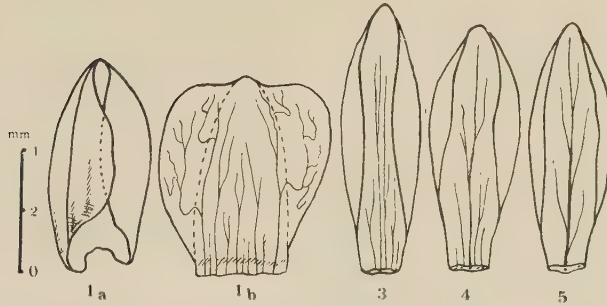
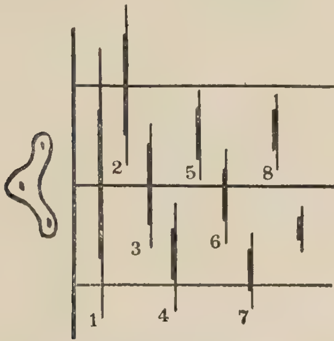
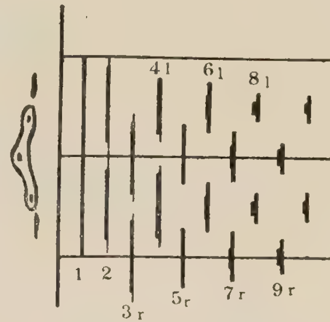


Fig. 25. *Toisochosenia.* 1 a: prophylle, vue en dehors. 1 b: prophylle, vue en dedans. 1-5: feuilles écailleuses.



Diagr. 54. *Toisochosenia kamikotica.*



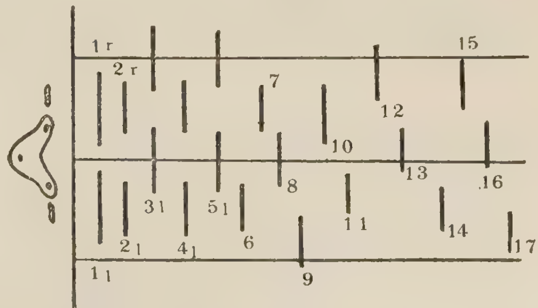
Diagr. 55. *Salix integra.*

Observation 55. (diagr. 55)

Exemples : *Salix koriyanagi*, *S. integra*, ⟨Com-hom⟩, ou ⟨Sim-M⟩.

Le bourgeon est constitué par des feuilles écailleuses et des primordia lamelleuses. Mais, après l'élongation de la tige, apparaient des stipules qui n'est pas d'ailleurs montrées par le diagrame 55, mais grandissent remarquablement aux niveaux supérieurs (elles ne se forment guère aux niveaux inférieurs). Si elles se produisent immédiatement à la tige, indépendamment des feuilles lamelleuses, elles valent chacune une feuille élémentaire d'une même CLASSE foliaire que les feuilles lamelleuses.

Le plus souvent, la phyllotaxis est au système décussé, mais, aux niveaux supérieurs, elle prend parfois le système orixate.



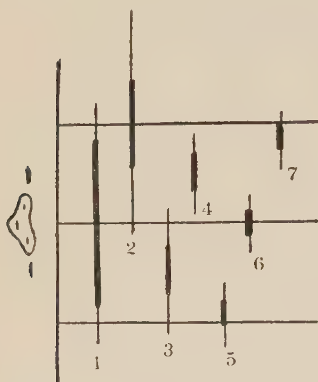
Diagr. 56. *Salix purpurea.* (d'après Henry, 1846)

Observation 56. (diagr. 56)

Exemple : *Salix purpurea*, ⟨Com-hom⟩, ou ⟨Sim-M⟩.

La phyllotaxis est au

système opposé distique, au système orixate, et enfin au système alterne 2/5. Telle phyllotaxis qui se change si souvent, et qui montre le système opposé distique n'est guère trouvée. D'autres *Salix* ne montrent que quelques-uns de ces systèmes.



Diagr. 57. *Salix glandulosa.*

Observation 57. (diagr. 57, fig. 26)

Exemple: *Salix grandulosa*, ⟨Com-hom⟩, ou ⟨Sim-M⟩.

La prophylle embrasse la tige en sorte qu'elle juxtapose la marge sur elle-même, ainsi que toutes les autres *Protitea* (Kimura: 1928*, 1938). Outre des appendicures stipulaires sujettes aux pétioles des feuilles lamelleuses (fig. 26, A), il est des stipules qui, n'étant pas inscrites au diagr. 57, se montrent produites immédiatement à la tige (fig. 26, B). * A. Kimura (1928): Tokyo Bot. Mag. XLII., p. 290.

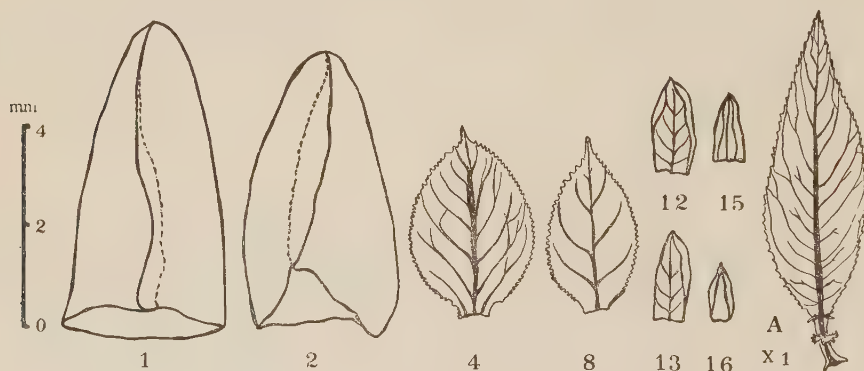
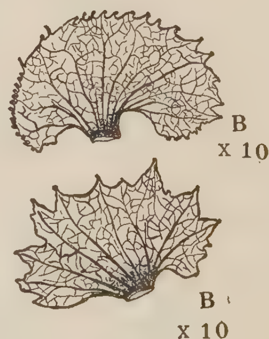


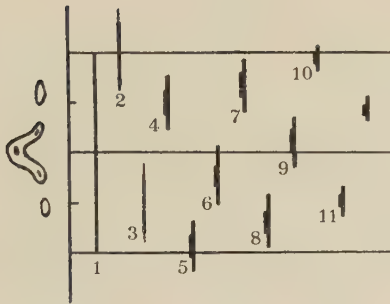
Fig. 26. *Salix glandulosa.* 1-4: feuilles écailleuses. 8-16: feuilles lamelleuses primordiales. A: feuille lamelleuse mûre. B: feuilles stipulaires mûres.



Observation 58. (diagr. 58, fig. 27)

Exemple: *Salix gymnolepis*, ⟨Com-hom⟩, ou ⟨Sim-M⟩.

D'après Kimura (1938), la *Salix* citée ici est de la *Euitea* (Perula gemmae ventre connata calyptriformis; Kimura). Il y se trouve aussi des stipules qui paraient se produire immédiatement à la tige.



Diagr. 58. *Salix gymnolepis.*



Fig. 27. *Salix gymnolepis.* 1: prophylle. 2-4: feuilles écailleuses.

Considération

Nous définissons d'abord trois phénomènes remarquables au cours de la formation d'un organe, parce que, à présent, les mots représentant des phénomènes de morphogénèse sont un peu trop divers.

i) Initiation : le primordium est produit du méristème, comme un élément dont le rang est fixé, mais dont la caractère n'est pas encore dédicée. Went et Thimann (1937) l'appelent "organization".

ii) Multiplication* : le primordium construit par des embryonnaires répète la division de cellule, dont la direction et la fois sont propres à chaque espèce, jusqu'à ce que la forme originaire de l'organe soit faite. Dans cette période le primordium est destiné à devenir tel et tel organe.

iii) Différenciation : des cellules embryonnaires, étant contrôlés par la corrélation d'entre elles et par la condition externe, se varient et deviennent diverses cellules qui diffèrent dans les formes et dans l'âge physiologique. Le tissu, puis, l'organe sont perfectionnés au résultat de la différenciation.

La chapitre de la considération est divisée en quatre. Ce qui concerne l'initiation de feuille est traité à la chapitre-A et -B, des problèmes de la multiplication et de la différenciation à la chapitre-C. Et enfin, à la chapitre-D, on

* Le mot prolifération est employé à peu près au sens de la 'multiplication', mais il semble qu'il n'est pas autant déterminé, et qu'il est digne de représenter l'augmentation désordonnée comme chez *callus*. Dans ce rapport, le mot multiplication veut dire l'augmentation qui contribue à former les organes comme la feuille ou comme la racine, non pas sinifier la propagation qui est employée en vue de la multiplication de l'individu.

considère les types organogéniques des rameaux dicotylédonés et la relation phylogénique entre eux.

A. Rameau *compose* et rameau *simple*.

On croyait depuis longtemps que les rameaux des angiospermes initient des primordia foliaires l'un après l'autre au sommet de la tige en sorte qu'ils se forment tourjours une série de feuilles homogènes, et nul n'en doutait jusqu'à des temps derniers. Il y a en effet plusieurs végétaux qui montrent le développement unisérié de cette sorte. Cependant, "la nouvelle interprétation sur la stipule de la *Zelkova*", par Maekawa (1948, 1949), suggère une nouvelle idée de l'organogénèse du rameau, et des végétaux qui ont des stipules telle que ceux de la *Zelkova*, et qui ne sont pas suffisamment expliqués par la conception traditionnelle, ont été trouvés assez beaucoup ainsi qu'on le voit à la chapitre de l'observation. Par exemple, d'après l'idée classique de la feuille modèle ayant deux stipules (Ogura, 1941), la stipule interpétiolaire de la *Turpinia* doit être l'assemblage de deux stipules opposées qui appartiennent à deux feuilles modèles différentes, mais, dans le fait, nul reflet de l'adhésion de deux stipules opposées n'y est découvert (fig. 2). Quant à *Carpinus* (observ. 3), si on l'interprète selon Goebel, on rencontre des contradictions suivantes :

i) si une paire des écailles (α_{1-R} et α_{1-L}, α_{2-R} et α_{2-L}, etc.) étaient une feuille modèle qui a perdu la lame, elles correspondraient à une paire de stipules (α_{15} et α_{16}, α_{17} et α_{18}, etc.) annexes à une feuille lamelleuse. Or, si on l'observe successivement dès feuilles lamelleuses jusqu'à feuilles écailleuses, une paire des stipules correspondent à deux feuilles écailleuses qui sont initiées aux niveaux différents (α_{1-R} et α_{2-R}, α_{2-L} et α_{3-L}, etc.).

ii) les bractéoles ($\alpha_{25-\infty}$) se produisent un par un, correspondent chacune à une stipule, et ont les pousses axillaires à elles-mêmes, mais, si elles étaient les appendicules des feulles modèles, elles n'en auraient pas une.

iii) à voir des feuilles regardées comme une suite de feuille modèles, les lames ne diffèrent pas de forme au même degré de maturité, tandis que les stipule en sont différentes ainsi que les écailles (fig. 4.)

Ces questions-là sont peut-être résolues, si l'on se délivre de l'ancienne prémisse acceptée depuis longtemps sans aucune doute, qui fait croire homogénéité de toutes les feuilles, qui fait traiter n'importe qui comme la feuille essentiellement unitaire, qui fait méconnaitre la communauté de forme chez différentes groupes taxonomique, et qui est accusée par Maekawa (1949).

Si la lame et les stipules ont été regardées jusqu'à présent comme les parties de la feuille modèle, la lame et les stipules de la *Turpinia* ou de la *Carpinus*, par exemple, sont initées aux nœuds séparés, aux temps différents, et la série des écailles et des stipules semble indépendante de la série des lames dans la phyllotaxis et dans la forme de feuille, ainsi qu'on le voit aux observs. 1–3, où l'élément de la première série est numéroté par le chiffre arabe, et l'élément de la dernière par le chiffre romain. Tel rameau ayant deux séries de feuilles est aussi trouvé chez *Zelkova* (diagr. 4), *Fagus* (diagr. 5), *Hemiptelea* (diagr. 6), *Ostrya* (diagr. 7), *Corylus* (diagr. 8), *Alnus* (diagr. 9, diagr. 11), *Betula* (diagr.

10), *Cyclobalanopsis* (diagr. 12), *Quercus* (diagr. 12), etc., et nous l'appelons "rameau *composé*", par opposition du "rameau *simple*" qui a une série de feuilles.

Le rameau *composé* initie des primordia l'un après l'autre au point végétatif et présente d'abord une série de feuilles homogènes, ainsi que le rameau *simple*; des éléments de cette première série sont traités comme α-feuilles dans ce rapport. Lorsque ce premier cours de développement est assez avancé, l'initiation des feuilles d'une autre série que la précédante commence au vieux méristème en base déjà éloigné du sommet de la tige; des éléments de cette deuxième série sont appelés β-feuilles. La β-série se réalise indépendamment de l'α-série, tout en suivant cette précédante, et des β-feuilles se trouvent entre des α-feuilles déjà assez agrandis. C'est là la caractéristique du rameau *composé* (si on le compare à la musique, le rameau *composé* est comme le duo par rapport au rameau *simple* comme le solo). La corrélation du niveau de nœud avec le temps d'initiation de feuille dans le rameau *composé* est montrée par fig. 28. Or, ce n'est qu'aux niveaux inférieurs que des α-feuilles sont

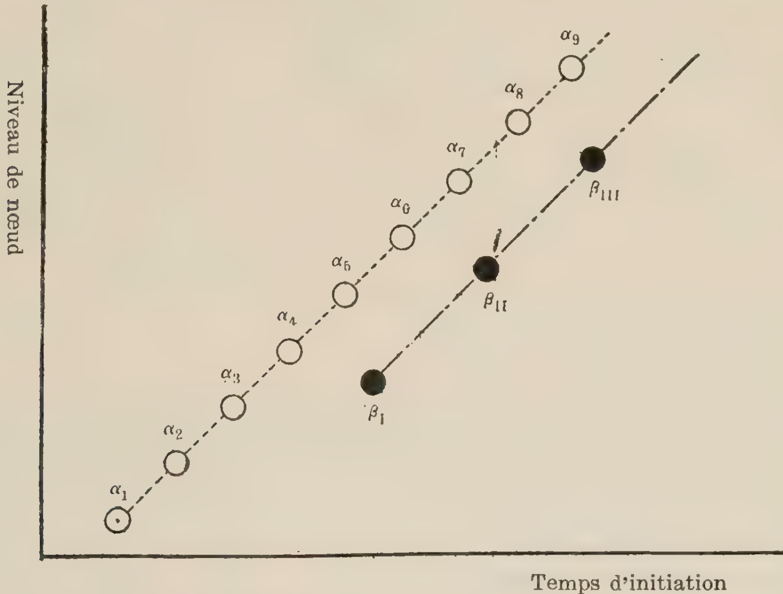


Fig. 28. La corrélation du niveau de nœud avec le temps d'initiation de feuille, chez rameau *composé* modèle.

initiées plus tôt et montrent plus de vitalité que des β-feuilles. Aux niveaux supérieurs, elles se produisent plus tard que des β-feuilles, étant dégénérées au contraire que des β-feuilles croissent en grand (fig. 29). Si l'on ne regarde le rameau *composé* que dans sa maturité, on le prendrait souvent pour le rameau *simple* ayant des stipules. A voir le bourgeon, beaucoup de feuilles se serrent dans le petit espace, mais quand la croissance d'entre-nœuds commence à former la tige, il ne s'en suit pas que tous les entre-nœuds s'allongent également, et si quelques-uns croissent plus que les autres, quelques feuilles ont restées ensembre à quelque endroit sur l'axe et elles s'associent en groupe bien qu'elles

appartiennent aux séries différentes. C'est ainsi que ce qui es traité comme les feuilles *associées* dans ce rapport est formé par le groupement des feuilles de deux séries différentes (figs. 3, 5, 7, 28, et 29, diagrs. 1–12.). Maekawa (1950a, 1952b) les appelle "synthetic leaves", à en discuter la phyllotaxis, la Phase et la Classe de feuilles.

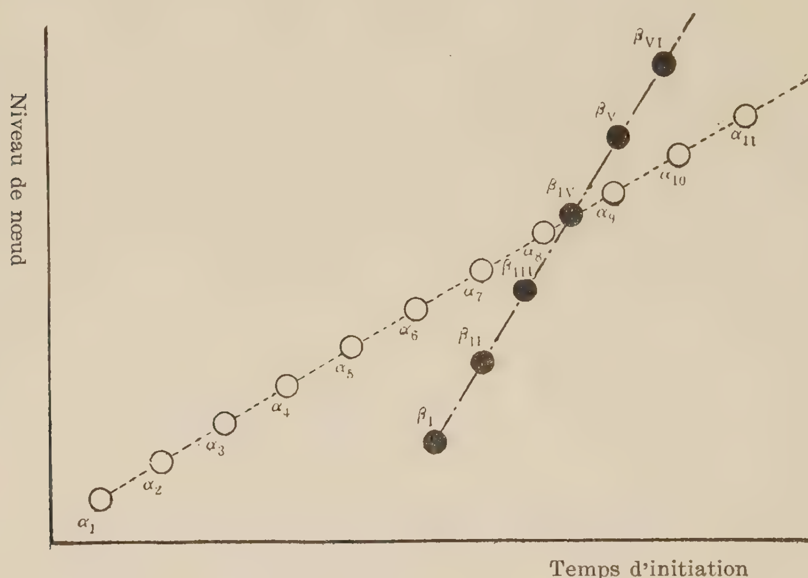


Fig. 29. La corrélation du niveau de nœud avec le temps d'initiation de feuille, chez rameau *composé* déformé.

Chez rameaux *composés* reconnus jusqu'ici, les éléments de l'α-série présentent la phase écailleuse ou stipulaire et les β-éléments montrent la phase lamelleuse. A dire la Classe de feuilles d'après Maekawa, les premiers sont de la S-Classe et les derniers sont de la F-Classe. Or, la *Salix* produise d'abord les feuilles écailleuses et les feuilles lamelleuses, avant les feuilles stipulaires qui montrent plus de vitalité aux niveaux supérieurs comme les β-feuilles lamelleuses des autres rameaux *composés*.

B. Changement de la phyllotaxis.

Comme on le voit sur beaucoup d'exemples montrés à la chapitre de l'observation, des feuilles d'un même rameau se disposent souvent aux différents systèmes. Richards (1948) et les Snow (1948) le touchent dans leur rapports, et, Schwendener (1878) et Koriba (1913) l'argumentent sur des feuilles en inflorescence. Mais, puisqu'ils ne traitent que peu de végétaux, il ne serait pas inutile de le considérer sur beaucoup d'exemples différents.

Il est rare que la phyllotaxis se change habituellement pendant tous le cours de la formation du rameau. Généralement, la phyllotaxis est stable dans la période où se forment les feuilles lamelleuses, et le changement se fait

avant et ·après de cette période *stable*, dans les périodes de transition de la phase écailleuse à la phase lamelleuse et de la phase lamelleuse à la phase florale. Dans ce rapport, la période *post-instable* n'est pas traitée, seulement montrée par les figures de la *Carpinus Tschonoskii* (observ. 3) et de la *Chosenia bracteosa* (observ. 24).

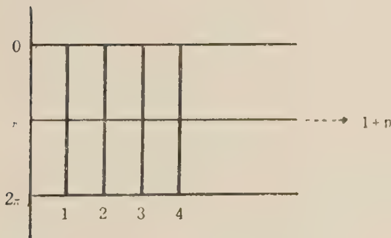
On voit quelque fois, parmis des bourgeons d'un même individu, quelques-uns d'avoir plusieurs feuilles au même système, quelques autres d'en avoir peu, mais, tous ces bourgeons présentent des systèmes de phyllotaxis communs, selon le même ordre. Si l'on change la phyllotaxis par quelque opération donnée sur le point végétatif dans la période *stable*, elle reprend le système originaire dès que l'effet de cette opération s'atténuât, comme si c'était le système héréditaire. Et de plus, tous les rameau d'une même espèce prennent la même route à changer la phyllotaxis, si elle parait à la première vue se changer par hazard. Ainsi, le changement de la phyllotaxis semble assez significant, sous le rapport de l'hérédité et de la phylogénèse.

Le tableau 1 montre des systèmes principaux de phyllotaxis par des diagrammes dont le mode de description est expliqué à la chapitre de l'observation (p. 160). Par exemple, α $(1212)_{1-5}$ représente quele s α-feuilles décussées se succèdent dès premier nœud au cinquième.

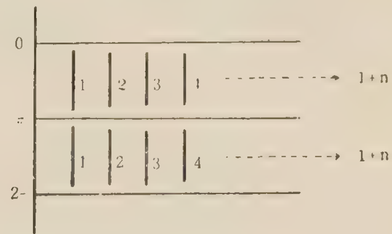
La phyllotaxis plus compliquée que "2/5" est montrée comme (14253*). Le cas où des membre d'un cycle ne se posent pas réspectivement par superposition des membres du cycle précédant est montré ainsi que (12*) ou (1243*).

Tableau 1

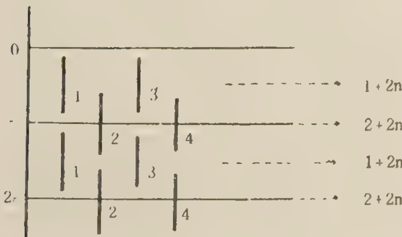
a) (1).



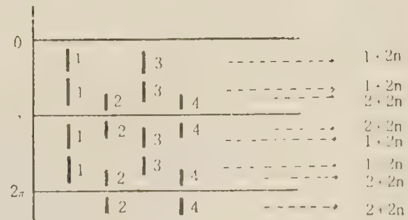
b) (11). système opposé distique.



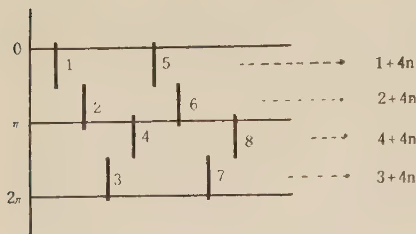
c) (1212). système décussé.



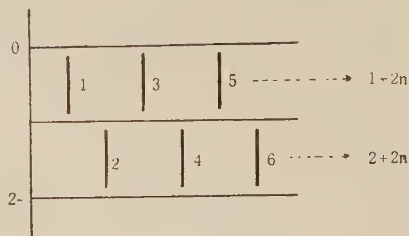
d) (11221122).



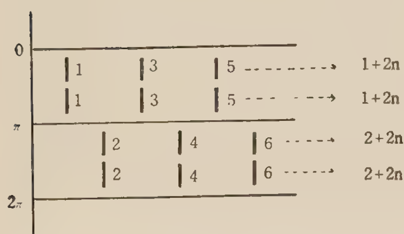
e) (1243). système orixate.



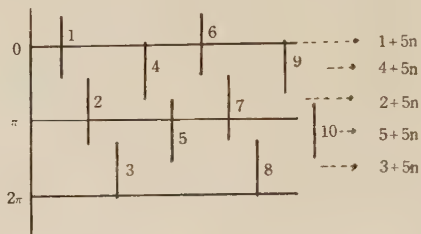
f) (12). système alterne 1/2.



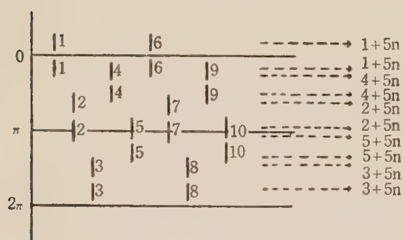
g) (1122).



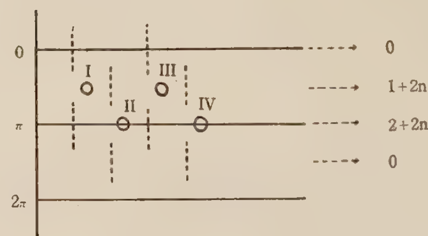
h) (14253). système alterne 2/5.



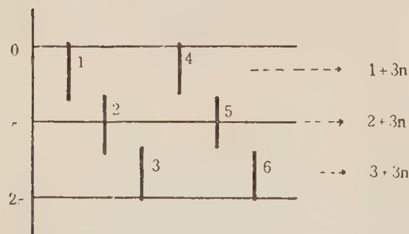
i) (1144225533).



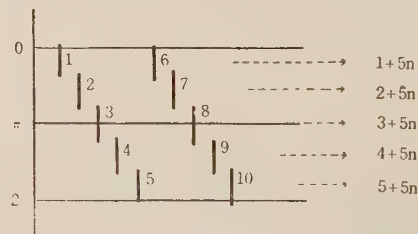
j) (0120)*. "*Fagus* type" par Maekawa.



k) (123). système alterne 1/3.



l) (12345). système alterne 1/5.



* Nul primordium ne s'initie au point O.

Le tableau 2 montre toutes les routes de changement des phyllotaxis inscrites aux diagrs. 1–58, Par exemple, $\alpha(1212)_{1-3}(1243)_{4-6}(14253)_{7-\infty}$ est la formule de la phyllotaxis dans laquelle α_{1-3} présentent le système opposé décussé, α_{4-6} le système orixate, et $\alpha_{7-\infty}$ le système alterne 2/5.

Tableau 2

Route de changement	Exemples chez rameau *simple* et chez α-série du rameau *composé*	Exemples chez β-série du rameau *composé*
(1)	2. 22.	
(1)→(1212)→(1243)→(14253*)	56.	
(1)→(12)→(14253)	42.	
(1)→(14253*)	57, 58.	
(1212)	35, 36, 37.	1, 2, 24, 25.
(1212)→(1243)	3, 4, 5.	
(1212)→(12*)→(14253)	39.	
(11)→(1212)	1.	
(11)→(1212)→(1243)	4, 5.	
(11)→(1243)	40.	
(11)→(1243)→(1144225533)	14.	
(11)→(1144225533)	28.	
(11)→(14253*)	33, 47, 48, 49, 50.	
(12)	30, 31.	3, 4, 6, 9, 16, 17, 22, 23.
(12)→(11)→(1212)→(11221122)	20.	
(12)→(1122)→(1144225533)	26.	
(12)→(12*)→(1243)	13, 15.	
(12)→(1243)	16, 17, 18.	
(12)→(1243)→(1144225533)	21.	
(12)→(12*)→(14253)		19.
(12)→(14253)	34, 41, 43.	26.
(12)→(14253*)	44, 53, 54.	
(12)→(12345)	12.	
(12*)		10.
(12*)→(1243)	6, 8, 11.	
(1243)	51.	
(1243)→(1243*)	19.	
(1243)→(14253)	27, 29.	
(14253)	52.	14, 21, 28.
(123)→(1243)	9, 11.	
(0120)		5.

Exemples cités ici sont montrés par les numéros de diagramme dans l'observation.

Le tableau 3 montre la route de changement de phyllotaxis induite des routes au tableau 2.

Tableau 3

(11)→(1)→(1212)→(1243)→(1243*)→(14253)→(14253*)→····→
↗
(12)→(12*)

Le rameau qui montre la phyllotaxis passer par toutes les étapes de la route au tableau 3 n'est pas encore connu. Tous les rameaux observés sautent pardessus de quelque étape, mais ancun ne marche à rebours dans la période *pré-instable* (une seule exception ; la route (12)→(11) chez *Cercidiphyllum*, diagr. 20), si, dans la période *post-instable*, quelques-uns rebroussent chemin à inverser cet ordre général (tel mouvement à rebours est encore trouvé dans la période où se forment des organes floraux, qui n'est pas traitée dans ce rapport).

Richards (1948) dit; ". . . . all dicotyledons start from a pair of opposite leaves, yet bijugate systems are rare and Fibonacci systems abundant. When

departure from opposite decussate phyllotaxis occurs, the most usual course is for a pair of opposite leaves to arise at different levels, i.e. to become alternate, before the system develops spirally. These may be the first two leaves above the cotyledons or a later pair; . . . .". Mais nulle pousse axillaire qui va par la route (1212)→(12) ne sont trouvée parmis exemples observés. Si toutes les feuilles opposées décussées sont initiées aux niveaux différents, elles doivent prendre non pas le système (12) mais (1243) théoretiquement. Et, en effet, il existe beaucoup d'exemples qui prennent la route (1212)→(1243), par conséquent, à nos yeux, la phyllotaxis alterne par Richards doit être (1243). En outre, il se trouve souvent des végétaux qui passent par la route (1243)→(14253), et la route (1212)→(1243)→(14253) semble le grand chemin du changement de la phyllotaxis.

D'après ' repulsion theory ', le système (11) doit se changer à (1212). Si deux éléments opposés au système (11) ne s'initient pas en même temps au point végétatif, ils doivent être aux niveaux différents, par conséquent, on peut s'attendre à la route (11)→(12). Mais, chez pousses axillaires, tel exemple ne est pas encore trouvé. Si on le découvre, l'ordre de changement montré par tableau 3 sera corrigé comme (11)↗(1212)↘ / ↘(12)↗(1243)→ . Pourtant, en ce moment, on ne peut qu'accepter deux points de départ, (11) et (12), ainsi que tableau 3. En effet, plusieurs pousses axillaires dicotylédonnées présentent la route (12)→(12*)→(1243)→(1243*)→(14253)→(14253*)→· · · ·→ .

Il arrive souvent l'omission ou la passage vite de quelque étape, dont la trace est à peine restée sur peu de feuilles au cas dernier. Tels phénomènes se font montrer surtout dans les dicotylédones herbacées.

A présent, la meilleure théorie sur l'initiation du primordium au point végétatif soit ' repulsion theory ' par Snow et Snow (1948), semble-t-il. Or, à notre regret, ce théorie même ne répond pas aux questions du changement ou du maintien de phyllotaxis, ainsi que Richards (1948) l'a déjà dit. C'est peut-être par quelque changement des conditions physiologiques du méristème qui construit le point végétatif, qu'il arrive la phénomène tel que changement de la phyllotaxis. Les facteurs à contrôler le point végétatif qui se change au cours de morphogénèse ne sont pas encore connues. Seulement, on pourrait dire qu' elles décident le mode de formation du rameau.

Quand la phyllotaxis décussée se change en alterne, la première feuille alterne qui est initiée seule à un nœud, par opposition de la feuille décussée qui se produit deux par deux, est située à côté de la tige-mère (dirgr. 39), ou à côté de la feuille-mère (diagr. 38). Autrement dit, la phyllotaxis (1212) se change en (1213), sinon en (1312); diagr. 40 est un exemple de (1213) et diagr. 39 celui de (1312). D'après ' field theory ' qui ne considère que le point végétatif au sommet du rameau, la probabilité de (1213) sont 1/2 ainsi que (1312), par conséquent, il faut que parmis des rameaux d'une même espèce les uns prennent la phyllotaxis (1213) et les autres prennent (1312). Cependant, dans le fait, tous les rameaux d'une même espèce ne montrent qu'une même phyllotaxis, soit (1213), soit (1312). Peut-être, la route de la phyllotaxis serait décidée non seulement par des conditions du rameau dont il s'agit, mais par celles du rameau-mère.

Le problème semblable, c'est la direction de rotation dans la phyllotaxis alterne. Le système (1243) ou (14253) se tournent à gauche sinon à droite, et puis, d'après Davids (1937), la direction de la phyllotaxis alterne est décidée par la position du premier primordium asymmétriquement initié. C'est vrais sans doute, mais Davids ne dit pas pourquoi ce primordium est initié à côté droit ou gauche du point assomptif. Un nombre de végétaux observés révèlent une règle expérimentale chez la nouvelle pousse axillaire : une correspondance remarquable entre la direction de mouvement du cicatrice et la direction de la phyllotaxis alterne. Cela suggère aussi l'influence du rameau-mère sur le rameau axillaire. Nous le montrons seulement par la figure de la *Quercus* (fig. 30).

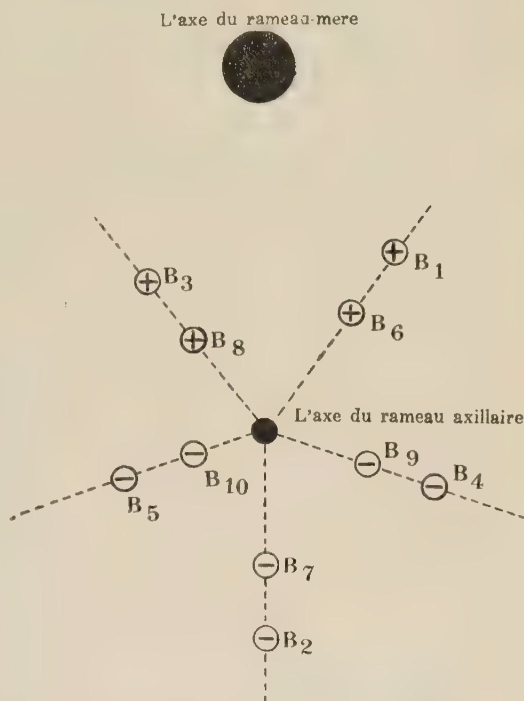


Fig. 30. L'influence du rameau-mère sur le remeau axillaire. (*Quercus serrata, Q. dentata*) −: la phyllotaxis dextrorsum +: celle de sinistrorsum. B_1-B_{10}; pousses axillaires formées sur l'axe du rameau.

Des théorie des précédants expliquent phylogéniquement le cours d'évolution de la phyllotaxis. Goebel (1928) et Schüepp (1921) dirent que le système opposé est le mode primitif et le système alterne se présente plus tard. D'après Troll (1939), la route de l'évolution de la phyllotaxis est considérée comme "système opposé→système *bijugate*→système alterne", et par Maekawa (1948), "Decussate type (through longitudinal dispersion)→Orixate type (through origomery)→Distichous type (through horizontal dislocation i.e. spirality)→Quincuncial type". Ainsi, toutes ces théories phylogéniques fait que le cours d'évolution de phyllotaxis commence par le système opposé. A les comparer à la théorie ontogénique (tabl. 3), elles s'accordent à peu près, en tant que sur le point de départ. Probablement, le système (11) soit la plus primitive des phyllotaxis montrées par des dicotylédones présents, parce que l'évolution du système verticilé à celui d'opposé est reconnue en général non seulement chez dicotylédones mais encore chez les végétaux vasculaires, et que chaque membre du système (1) peut être interprété comme la feuille formée par le jointement de quelques feuilles verticilées. La route (1212)→(14253)→(14253*) par Schüepp coïncide avec la route au tabl. 3. Mais, chez nul végétal, nous n'avons trouvé la route (1212)→(12) de Troll, ni la route (1243)→(12) de Maekawa. La route de Maekawa et la nôtre s'accordent à avoir l'étape (1243), mais dans la première

cette étape est située après l'étape (12), dans la dernière avant (12). Il existe plusieurs végétaux qui montrent la route (1212)→(1243)→···· ou (1243)→(14253)→····, mais, quant à la route (1243)→(12), nul exemple n'a été découvert. Il se trouve beaucoup d'exemples de (12)→(12*)→(1243), ou de (12)→(1243), et il faut remarquer qu'ils se présentent tous au cours de l'α-développement du rameau *composé* et que le point de départ de l'α-développement soit toujours l'étape (12).

C. Transition de forme de feuille.

On a vu, à la chapitre-B, que la disposition des feuilles se change selon une certaine règle à mesure que le rameau se développe. Pareillement, les formes des feuilles qui se succèdent sur une tige ne sont pas toujours unifiées. La transition de la forme de feuille est évidemment aperçue chez plusieurs végétaux (figs. 2–27), et c'est du fait déjà affirmé; Goebel (1928) dit "Jugendformen und Folgeformen", et Troll (1939) l'appelle "Niederblätter und Hochblätter" en donnant beaucoup d'exemples. Récemment, Ashby (1948, 1949) essaie d'analyser "consistent differences" de "successive leaves" dès germination jusqu'à la maturité, sous le rapport de l'âge physiologique. Mais, la transition de forme de feuille n'est pas encore suffisamment expliquée, même par le côté organographique. Nous sommes disposé d'y chercher quelque règle organographique, à part le mécanisme physiologique.

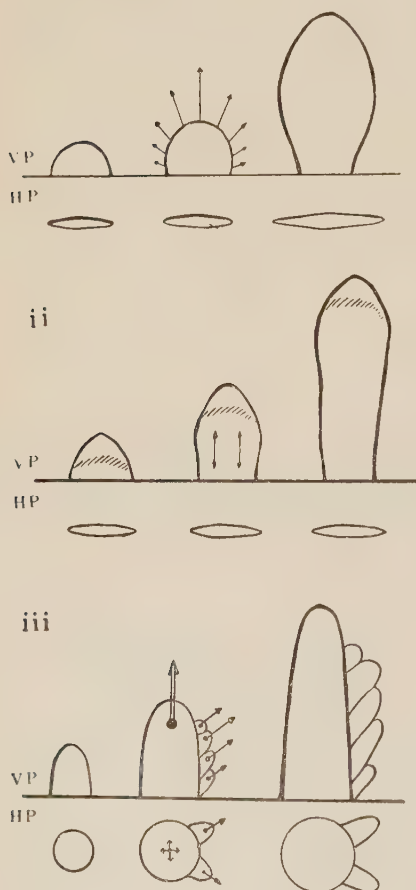


Fig. 31. Trois manières de la multiplication chez feuilles dicotylédonées. i: multiplication marginale. ii: multiplication intercalaire. iii: multiplication terminale.

Des manière de la multiplication chez feuille peuvent être divisées par trois (fig. 31). La 'multiplication marginale', que des cellules de *tunica* se divisent réciproquement periclinal et anticlinal, forme le corps plat, sans augmenter de l'épaisseur (fig. 31, i). La 'multiplication intercalaire', que des cellules à la base du primordium font la division horizontale, agrandit la taille en formant la nouvelle partie entre la tige et la partie supérieure de feuille primordiale. Cette multiplication débute après que le primordium s'est formé jusqu'à un

certain degré (fig. 31, ii). Et, la 'multiplication terminale' que, comme au sommet de la tige, des cellules au *corpus* se soulèvent en masse sur la vieille partie, contribue à former une nervure médiane comme perche. En ce cas, la directions de la division de cellule au *corpus* est décidée au hasard, des cellules qui se divisent vivement se trouvent toujours au sommet du primordium (fig. 31, iii). Dans le fait, ces trois manières de multiplication se composent aux diverses parties d'une feuille, dans diverses périodes morphogéniques.

Il arrive souvent que la forme de feuille diffère entre les feuilles aux niveaux inférieurs et les feuilles aux niveaux supérieurs, à cause que les feuilles inférieures sont inhibées à mi-chemin de la croissance. Chez quelques végétaux les feuilles aux niveaux inférieurs ne sont que les extrémités des 'Oberblätter', tandis que les feuilles aux niveaux supérieurs deviennent les lames par les multiplications marginale et intercalaire, et des formes graduellement différentes sont montrées par des feuilles sur une tige (observs. 35, 41, 48, etc.). Telle transition de forme par les multiplication marginale et intercalaire est traitée comme la transition de l'A-mode (fig. 32, i). D'autre part, quelques autres végétaux ne forment que des 'Unterblätter' aux niveaux inférieurs, mais les lames en sont faites sur des 'Unterblätter' par la multiplication terminale, aux niveaux supérieurs (observs. 38, 50, 51, etc.). La transition de forme par l'effet de la multiplication terminale est traitée comme le B-mode de transition (fig. 32, ii). (Troll (1939) a supposé que la *Malus* et la *Sambucus* soient des exemples de cette sorte, mais il nous semble qu'elles montrent la transition citée à la fig. 33, iii.)

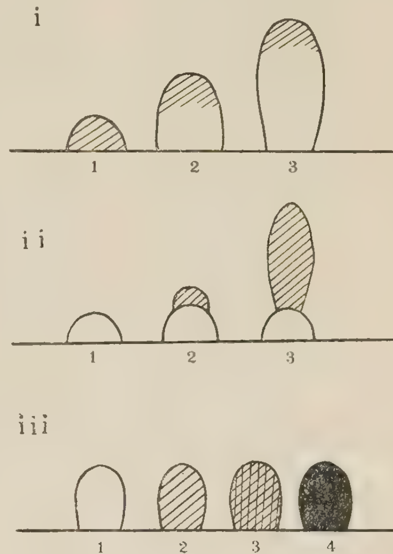


Fig. 32. Trois modes de transition de feuille. i: A-mode. ii: B-mode. iii: C-mode.

D'ailleurs, il est la transition que l'on ne peut interpréter par "developmental limitation of the venation of foliage leaves" d'après Müller (1944). C'est le C-mode de transition qui se fait par la différence de l'état de la différenciation des nerfs (fig. 32, iii). Des exemples des observs. 36, 42, 44, 45, 46, etc. sont très divers dans les détailes mais, en général, quelque tendence commune y est trouvée : la feuille au niveau inférieur n'a pas de nervure médiane, seulement elle a plusieurs nerfs étroits qui courent parallèlement et qui bifurquent en état dichotomique, état primitif diton, et généralement elle a le corp plat en éventail et embrasse la tige si largement que la cicatrice est marquée en longue ligne. Chez feuille au niveau supérieur, les nombres des nerfs parallèles diminuent, mais de l'épaisseur augmente, surtout le nerf central est remarquablement grossié. Et, la partie connex à la tige devient étroite, augmente de l'épaisseur jusqu'à s'arrontir. Au dernier degré apparait la feuille lamelleuse

dans laquelle la nervure médiane est aperçue comme nerf principal d'où divisent des nerfs latérals, et dans cette dernière période, la pétiole typique est enfin formée. Chez *Fiwa, Trochodendron,* et *Euptelea* (observs. 44, 45), plus de trente feuilles transmettent la forme graduellement depuis la prophylle jusqu'à la feuille lamelleuse qui est formée dans la dernière période. Mais, chez *Cinnamomum, Laurus,* et *Neolitsea* (observ. 46), des feuilles qui montrent la transition de forme ne comptent qu'une douzaine, et aux observs. 36, 42, 43, 53, 54, 55, etc., seulement quatre ou cinq. Ainsi, chez certains végétaux, la transition de forme de feuille se fait aux petits pas, et chez autres cela se fait aux grands pas, mais la tendence que nous avons dit ci-dessus est trouvée dans toutes les espèces de végétaux.

Ces trois manières fondamentales de la transition sont aisément reconnues chez rameaux *simples,* si, dans la réalité, la transition de C-mode, transition par la différenciation des nerfs, se fait souvent en même temps qu'A-mode, ou B-mode, transition par la multiplication.

Quant au rameau *composé,* il faut observer des feuilles de l'α-série à part de la β-série. Si on les regarde selon l'ordre de naissance, des α-feuilles font voir la transition de la forme pendant tout le cours de développement (figs. 3, 4, 6, 9). Généralement, c'est le C-mode, mais parfois l'A-mode de transition se réalize en même temps que C-mode. Ainsi, des α-feuilles du rameau *composé* montrent la transition de forme, conformément aux feuilles du rameau *simple.* Mais, c'est caractéristique que nulle α-feuille n'atteind à la dimension de feuille lamelleuse, s'il y se trouve quelques-unes dont les nerfs se différencient comme dans la feuille lamelleuse. Des β-feuilles ne transmettent la forme. Si le β-développement commence, des feuilles de l'α-série continuent la transition de forme, à part des β-feuilles, ce qui nous prouve l'indépendance de l'α-développement. Troll (1939) dit " die von Dorsiventralität der Sprossachse induzierte Blattasymmetrie " pour expliquer la différence de grandeur et de forme entre les stipules gauche et droite, de Fagaceae, de Ulmaceae, et de Tiliaceae, mais, si l'on affirme la conception de développement *composé,* cette différence entre la gauche et la droite est bien expliquée comme la phénomène toute naturelle.

Or, chez rameau *composé,* des α-feuilles s'associent ou se combinent souvent avec des β-feuilles, si bien que la transition de forme a l'apparance différente du rameau *simple.* Quant aux feuilles *associées,* α- et β-primordia sont inities indépendamment l'un de l'autre, distingués sur la surface de la tige (fig. 33, i). Mais si α- et β-élément se confondent et se réunient en seul primordium uni, leurs caractères n'apparaient distinguées que chez feuille primordiale plus ou moins développée (fig. 33, iii). Telle feuille réunie est traitée comme " feuille combinée ", par opposition de la feuille construite par un seul élément, " feuille élémentaire ". Cross (1936, 1937) rapporte que, chez *Morus bombycis,* le primordium de feuille lamelleuse se développe principalement par la multiplication marginale et par un point végétatif jusqu'à ce qu'il ait quelque 60 μ de hauteur, et que, à partir de là, il croît par trois points végétatifs du primordium, dont le millieu devient la lame et deux autres forment les stipules. Et, ce qui est plus intéressant, c'est que, chez *Morus,* le primordium de feuille écailleuse ne

se développe que par la multiplication marginale ou multiplication intercallaire, et, pendant tout le cours de croissance, on n'y voit jamais la multiplication terminale par laquelle la lame est formée. Si l'on ne distingue pas l'α- et le β-élément à la feuille lamelleuse, il y aperçoit les manièrés peut-être tirées de l'α-origine, et à la feuille lamelleuse les manières de la β-origine. Le développement regardé comme celui de l'α-origine s'affaiblit dans la partie plus proche du sommet de la tige, à mesure que le développement du β-origine devient forte, et le moment où le point végétatif se divise par trois arrive plus tôt

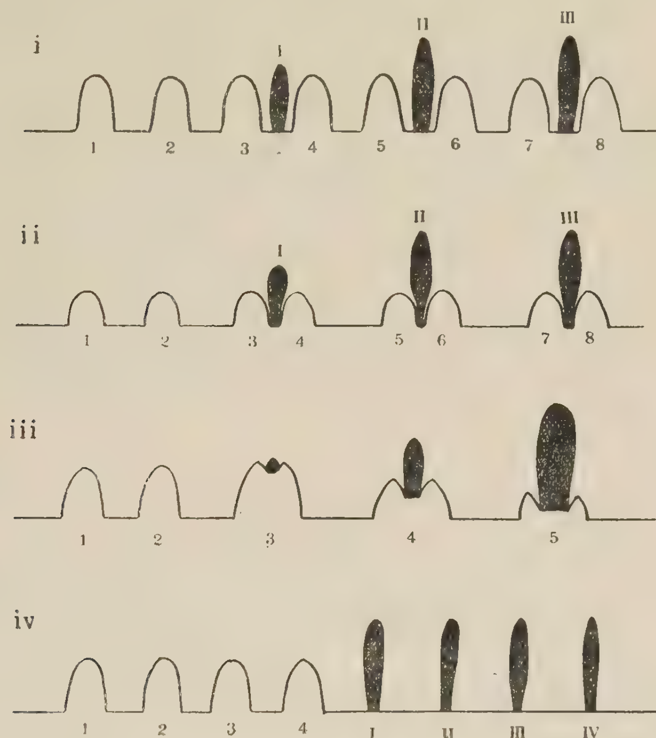


Fig. 33. Transition de forme chez rameau ayant deux sortes de feuilles élémentaires. Chiffre arabe: α-élément. Chiffre romain: β-élément. i: feuilles *associées* chez *ortho*-rameau *composé*. ii: feuilles *associées* chez *meta*-rameau *composé*. iii: feuilles *combinées* chez *pseudo*-rameau *composé*, ou chez *pseudo*-rameau *simple*. iv: α- et β-feuilles chez rameau *simple* hétérogène.

pour la feuille au niveau supérieur. Les stipules montrent les manières semblables à l'écaille, si bien que l'on peut prendre la feuille lamelleuse pour la feuille *combinée*. La manière d'assembler de deux sortes des éléments est bien différent d'après la diversité des espèces ; ils sont présque séparés aux observs. 25, 26, 27, et 28 (fig. 33, ii), mais des observs. 29, 30, 31, et 32 les montrent à peu près combinés, et l'observ. 33 fait voir la combinaison parfaite (fig. 33, iii). Si l'on confond telles feuilles *associées* ou feuille *combinée* avec une feuille

élémentaire, la transition de forme de feuille chez rameau *composé* paraîtra différente du rameau unisérié.

La première moitié du cours de la transition de forme de l'observ. 33 est perdue au observ. 34; telle omission de quelque phase de transition est aperçue chez la plupart des Ulticales et Rosales.

On voit plusieurs végétaux dont les feuilles lamelleuses se forment dès que le rameau commença à se développer. C'est aussi par la perte de quelques étapes de la transition de forme. Il est plus ou moin difficile d'analyser les natures de tels rameaux, car on ne trouve que des feuilles montrant la forme transformée au plus haut degré. Mais, si la morphogénèse de telles feuilles est toute expliquée, on s'assurera du caractère de tels rameaux.

Nous avons déjà remarqué qu'il arrive soudain la dégénération de l'α-développement, en citant la *Populus* et le *Cercidiphyllum* à la chapitre-A, et on peut supposer le cas extrème que l'initiation de l'α-feuille se cesse au moment où le β-développement commence. Or, s'il existe en effet tels végétaux, nous ne pouvons les nommer, puisqu'ils ont peut-être l'apparence du rameau *simple* général, et que nous n'avons aucune façon pour les distinguer. Seulement, l'incontinuité excessive de la transition de forme de feuille nous sugère l'existence de tels végétaux. Peut-être que les observs. 37 et 45 soient de exemples de cette sorte, mais il n'est pas impossible qu'ils soient des rameaux *simples*, parce que l' "omission" ou la "disparition" de quelque étape de la transition de forme de feuille est trouvée non seulement chez rameaux *composés*, mais encore chez rameaux *simples*.

D. Types organogéniques du rameau et la relation phylogénique entre eux.

A travers l'histoire, on a disputé sans fin sur ce qu'il faut prendre pour l'unité d'organization (J. W. Goethe, I. Kant, et A. Arber). Il nous semble qu'il faudrait prendre le rameau pour l'unité, pour rechercher la forme et la disposition de feuille. Ce n'est pas pour raison phylosophique comme Arber, mais parce qu'il est convenable à rechercher la morphogénèse de dicotylédones ou de végétaux vasculaires.

On voit, à toutes les chapitres précédentes, que des rameaux dicotylédonés se développent de manières bien différentes, et qu'il y se trouve des 'rameaux *simples* et des rameaux *composés*'. Nous les détaillons ici selon la phyllotaxis et les Classes (Maekawa; 1952 a, b,) de feuilles élémentaires.

Chez végétaux montrés aux observs. 1–12, l'α-série consiste en feuilles de S-Classe foliaire et la β-série en feuilles de F-Classe, d'après Maekawa, et les phyllotaxis de deux séries sont indépendantes l'une de l'autre sans qu'elles se donnent aucune influence l'une sur l'autre, montrent la toute caractéristique du développement *composé* ainsi qu'on le dit à la chapitre-A. Tels rameaux *composés* particulièrement typiques sont appelés "*ortho*-rameau *composé*", par abréviation, <Com-O>. Les végétaux des observs. 13–21 sont aussi des rameaux *composés* mais un peu obscures parce que, chez eux, l'α-série prend la phyllotaxis un peu désordonée, ou se passe de quelque étape de la route de changement. Nous les appelons "*meta*-rameau *composé*" par abréviation <Com-M>.

On peut les prendre pour rameau *composé* déformé. Les rameaux cités aux observs. 22–28 ont quelques-unes des conditions du rameau *composé*, mais manque de quelques autres ; ils ont des feuilles de S-Classe et de F-Classe, mais les phyllotaxis de deux séries de feuilles se donnent quelque influence l'une sur l'autre. Ils sont traités comme le *pseudo*-rameau *composé* <Com-P>, on y trouve des feuilles assemblés qui sont peut-être à mi-chemin de l'évolution de feuilles *associées* à feuille *combinée*.

Des exemples montrés aux observs. 29–34 ont la feuille *combinée* qui a l'apparence d'une feuille, mais qui est l'assemblage des éléments hétérogènes, de même que des feuilles *associées* du rameau *composé*. Cependant, au temps d'initiation, ces éléments se confondent en un primordium, et ils ne sont reconnus qu'après que le primordium a plus ou moin grandi, ainsi que nous l'avons expliqué en citant la *Morus*, à la chapitre-C. Par suite, la phyllotaxis se montre unisériée. Ainsi, ces exemples paraient tantôt rameaux *composés*, tantôt rameaux *simples*, et s'il ne s'agit que de l'initiation du primordium, on ne peut que les prendre pour des rameaux *simples*. Nous les appelons "*pseudo*-rameau *simple*" ou <Sim-P>. Chez la *Prunus* (fig. 13) ou la *Photinia* (fig. 14), la combinaison d'α-élément avec β-élément semble à plus haut degré de résolution. La plupart du Rosales, chez lesquelles on voit les systèmes vasculaires compliqués entre la stipule et la pétiole ou la lame (Watari, 1934), paraient être <Sim-P>, mais ont ne peut le confirmer par la prouve décisive. *Ilex leucoclada* (fig. 23), *Rhaphiolepis* et *Viola* ont les stipules regardées comme des appendicules d'une feuille élémentaire, et toutes les feuilles en sont d'une même Classe et montrent la phyllotaxis unisériée. Tous les rameaux *simples* ayant les stipules sont appelés "*meta*-rameau *simple*" <Sim-M>. On pourrait dire qu'ils ont évolué du rameau <Sim-P>, ou d'une sorte de rameau *composé*. *Buckleya*, *Euonymus*, *Ligstrum*, *Lonicera*, *Rangium*, Theaceae, et Ericaceae sont des rameaux *simples* n'ayant que des feuilles élémentaires de D-Classe (Maekawa ; 1952, b). Ce sont des exemples représentatifs de "*ortho*-rameau *simple*" <Sim-O>.

Des rameaux <Com-O>, <Com-M>, et <Com-P> sont traités tous comme le rameau *composé* hétérogène <Com-het>, comme ils ont tous des feuilles des Classes différentes. Et, tous les rameaux *simples*, <Sim-O>, <Sim-M>, et <Sim-P> doivent être pris pour le rameau *simple* homogène <Sim-hom>, rameau qui montre la phyllotaxis unisériée et ont des feuilles d'une même Classe. Cependant, il peut arriver qu'un rameau *composé* hétérogène cesse l'α-développement dès que la β-série commença à se développer (chap. C). En ce cas, ce rameau aurait l'apparence du rameau *simple* dès lors, et il faudrait l'appeler "rameau *simple* hétérogène" <Sim-het>. En ce moment, aucun critérium décisif n'en est trouvée, mais la perte si remarquable de quelque période de la transition de forme de feuille suppose le rameau à être traité comme <Sim-het>. Si l'organogénèse de feuille est expliquée plus détailleusement qu'à présent, on aurons un nombre d'exemples de cette sorte. Peut-être que l'*Acer* ou l'*Euptelea* soient des rameaux <Sim-het> ayant les feuilles écailleuses de S-Classe et les feuilles lamelleuses de F-Classe. On peut prendre les *Salix*, dont la stipule et la feuille lamelleuse sont de D-Classe, pour "rameau *composé* homogène" <Com-hom>. Sinon, on ne peut que les traiter comme <Sim-M>.

Tous les types susdits sont montres par tableau 4.

Tableau 4

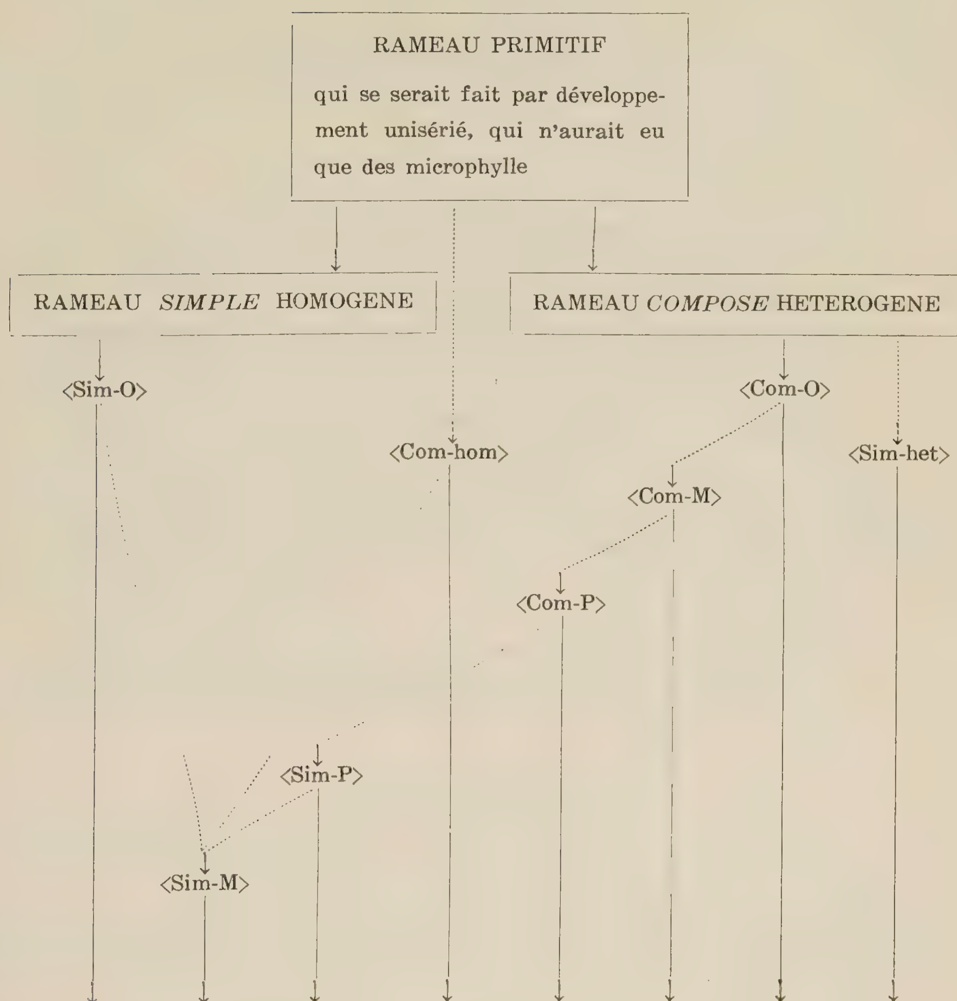
RAMEAU *COMPOSE*
HETEROGENE
<Com-het>

	Ortho-rameau *composé*	<Com-O>	
	Meta-rameau *composé*	<Com-M>	
RAMEAU *COMPOSE*	*Pseudo*-rameau *composé*	<Com-P>	RAMEAU *SIMPLE*
HOMOGENE	*Pseudo*-rameau *simple*	<Sim-P>	HETEROGENE
<Com-hom>	*Meta*-rameau *simple*	<Sim-M>	<Sim-het>
	Ortho-rameau *simple*	<Sim-O>	

RAMEAU *SIMPLE*
HOMOGENE
<Sim-hom>

Il nous semble que, à une certaine époque de l'évolution, les dicotylédones aient renouvelé leur système ontogénique, en sorte que le rameau primitif qui ne se soit fait qu'une série de microphylles jusqu'à ce moment-là aie évolué en rameau qui aie donné des macrophylles comme aujourd'hui. Et, à cette occasion, elles auraient été divisées en deux groupes ; l'un se serait formé des macrophylles au sommet de la tige à la suite de l'α-développement, tandis que l'autre aurait obtenu la série de macrophylles dont le mode ontogénique aurait été tout différent de l'α-série. S'il en est ainsi, <Com-O> et <Sim-O> seraient deux origines des dicotylédones. Si l'on voit des faits offerts par la paléobotanique, les fossiles dicotylédonés les plus vieux, trouvés à la couche crétacée supérieure, sont ceux de Magnoliaceae, Aceraceae, Cercidiphilaceae, Lauraceae, Salicaceae, Betulaceae, et Fagaceae (Arnold, 1950). Ces végétaux ont des rameaux qui se forment la feuille élémentaire et les feuilles *associées*, et qui montrent les modes les plus simples de la transition de forme et de la phyllotaxis. Cependant, d'après Arnold, des fossiles de Tiliaceae, d'Ulmaceae, et de Rosaceae, ne sont découverts qu'à la couche plus neuve. Ces végétaux ont les rameaux <Com-M> ou <Com-P> qui se font les feuilles *associées* dont les nœuds se touchent. Et, des fossiles de dicotylédones herbacés ne sont découverts à nulle couche jusqu'à présent. Généralement, des dicotylédones herbacées qui ne se font pas de la pousse dormante ont la feuille *combinée*, et passent le plus vite le cours écailleux du rameau. Par là, on pourrait dire que, chez dicotylédones, les feuilles élémentaires évoluent en feuille *combinée*, et que des premiers cours de changement de phyllotaxis et de transition de forme de feuille sont perdus à mesure de l'évolution. Le tableau 5 montre la relation phylogénique entre les types organogéniques des rameaux dicotylédonnés.

Tableau 5



La recherche ontogénique des végétaux présents peut contribuer réciproquement à la recherche de la phylogénèse, nous semble-t-il. Bien que les résultats proposés par ce rapport doivent être revisés d'après de nouvelles découvertes, on espère qu'ils servent à éclaircir des faits inconnus.

Résumé

1. Les pousses axillaires de 119 éspeces dicotylédonées sont analysées pour rechercher organographiquement la forme de feuille et la phyllotaxis. Les

résultats obtenus sont décrits aux 58 diagrammes et aux 26 figures.

2. A observer des feuilles sur une tige, sous le rapport du niveau de nœud et du temps d'initiation, on peut supposer deux modes d'organogénèse du rameau dicotylédoné : rameau *simple* et rameau *composé*.

3. A exeminer des manières de changement de phyllotaxis chez végétaux montrés par le tableau 2 (p. 195), la route de changement générale en est induite :

(11)→(1)→(1212)→(1243)→(14253)→(14253*)→⋯⋯.

↗

(12)→(12*)

Et, on la compare aux théories phylogéniques des précédants.

4. La transition de forme de feuille est causée par la différence de la multiplication et de la différenciation, on la considère sur des feuilles élémentaires, des feuilles *associées*, et des feuilles *combinées*.

5. Rameau *simple* et rameau *composé* sont détaillés selon les Classes de feuilles élémentaires et les modes de la phyllotaxis ainsi que le tableau 4 (p. 204).

6. A la fin, on considère la phylogénèse du rameau dicotylédoné, et le tableau 5 (p. 205) en montre le système d'evolution.

J'ai l'honneur de remercier M. Dr. Fumio Maekawa d'avoir bien voulu donner des enseignements précieux depuis longtemps. Et, j'ai de la gratitude profonde pour M. le professeur Y. Ogura qui a daigné avoir l'obligation de m'aider à publier ce rapport.

Janvier, 1953.

Institut botanique, Faculté de Science, Université de Tokyo.

Index Bibliographique

Arber, A. (1941): The interpretation of leaf and root on the angiosperms. Biol. Review. 16: 81-105.

Arnold, C. A. (1950): Gunderson's "Families of dicotyledones"; p. 3-6.

Ashby, E. (1948): Studies in morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf shape. New Phytol. 47: 153-176.

——— (1949): Leaf shape and physiological age. Endeavour. 8: 18-25.

Cross, G. L. (1936): The structure of the growing point and the development of the bud scale of *Morus alba*. Bull. Torrey Bot. Club. 63: 451-465.

——— (1937): The origin and development of the foliage leaves and stipules of *Morus alba*. Ibid. 64: 145-163.

Davids, P. A. (1937): Leaf arrangements in *Ailanthus altissima* Swingle. Amer. Journ. Bot. 24: 401-406.

Goebel, K. (1928-1933): Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 1-3. Teil. Jena.

Henry, A. (1846): Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und der verzweigungsart der Pflanzen. Abtheil. I. Dicotyledonen.

Kimura, A. (1938): Symbolae Iteologicae. VI. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Series 4, Biology, XIII (3): 381-394.

Koriba, K. (1913): Über die Blattstellungslehre. Bot. Mag., Tokyo. 27:79-90., 138-151.

Maekawa, F. (1948): Folia orixate, a new type of phyllotaxis and its significance to phyllotaxis evolution (in Japanese with English résumé). Bot. Mag., Tokyo, 61: 7-10.

——— (1949): Origin of stipules—a new hypothesis (in Japanese). Biol. Sci. (Iwanami, Tokyo) 1: 65-74.

——— (1950, a): Origin of stipules—a new hypothesis. Delivered at the morphological Session, the 7th International Botanical Congress.

——— (1950, b): Leaf classes and leaf phase (in Japanese with English résumé). Journ. Jap. Bot. 25: 97-102.

——— (1952, a): Problems on the leaf class (in Japanese). Biol. Sci. (Iwanami, Tokyo) 4:2-9.

——— (1952, b): Topo-morphological investigations on the relation between stem and leaves and their bearing on the phylogenetic systematics of vascular plants. Part. 1. Journ. Fac. Sci., Univ. Tokyo, III, vol. 6 (1): 1-28.

Müller, H. (1944): Die nervatur der Nieder- und Hochblätter. Bot. Arch. 44: 1-92.

Ogura, Y. (1941): Plant morphology (in Japanese), ed. 2. Tokyo.

Richards, J. (1948): The geometry of phyllotaxis and its origin. Symp. Soc. Exp. Biol. II. Growth. p. 217-245.

Schüepp, O. (1921): Zur Theorie der Blattstellung. Ber. Deut. Bot. Ges. 39: 249-257.

Schwendener, S. (1878): Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig.

Snow, M. & R. Snow (1948): On the determination of leaves. Symp. Soc. Exp. Biol. II. Growth: 263-275.

Troll, W. (1939): Vergleichende Morphologie der höhreren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane. Berlin.

van Thighem, Ph. (1884): Traité de botanique. Tome. Librairie F. Savy.

Watari, S. (1934): Anatomical studies on some Leguminous leaves with special reference to the vascular system in petioles and rachises. Journ. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, III, vol. 4 (3): 225-365.

Went, F. W. & K. V. Thimann (1937): Phytohormones. Macmillan Co.

JOURNAL OF THE FACULTY OF SCIENCE
UNIVERSITY OF TOKYO

SECTION I. MATHEMATICS, ASTRONOMY, PHYSICS, CHEMISTRY

SECTION II. GEOLOGY, MINERALOGY, GEOGRAPHY, GEOPHYSICS

SECTION III. BOTANY

Vol. I. Completed (1925-28)
Vol. II. 〃 (1927-32)
Vol. III. 〃 (1930-31)
Vol. IV. 〃 (1932-36)
Vol. V. 〃 (1936-44)
Vol. VI. 〃 (1952-)

Part 1. F. Maekawa: Topo-morphological Investigation on the Relation between Stem and Leaves and their Bearing on the Phylogenetic Systematics of Vascular Plants. Part 1.

Part 2. H. Hara: Contributions to the Study of Variations in the Japanese Plants closely related to those of Europe or North America. Part 1.

Part 3. S. Watari: Dicotyledonous Woods from the Miocene along the Japan-Sea Side of Honsyu.

SECTION IV. ZOOLOGY

SECTION V. ANTHROPOLOGY

CONTENTS

The Journal is on sale at

Maruzen Co., Ltd.
6, Nihonbashi Tori-Nichome, Chuo-ku, Tokyo

Price in Tokyo: 260 Yen

昭和二十八年三月二十五日 印刷
昭和二十八年三月三十日 發行

編輯兼發行者 東京大學

東京都千代田区富士見町一丁目十番地
印刷者 笠井康頼

東京都千代田区富士見町一丁目十番地
印刷所 國際文献印刷社

東京都中央区日本橋通二丁目六番地
賣捌所 丸善株式會社